

ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

Unter Mitarbeit von

E. Bauereisen, Leipzig - R. Dittler, Marburg-L. - M. H. Fischer, Berlin-Dahlem - A. Jarisch
Innsbruck - L. Lendle, Göttingen - H. Lieb, Graz - H. Lullies, Kiel - R. Rigler, Graz -
H. Schaefer, Heidelberg - F. Scheminzky, Innsbruck - H. Schriever, Mainz - G. Schubert,
Wien - E. Schütz, Münster/W. - H. Weber, Heidelberg - K. Wezler, Frankfurt/Main -
E. Wöhlisch, Würzburg

herausgegeben von

A. W. FORST - B. ROMEIS - R. WAGNER

110. Band · Heft 2



Urban & Schwarzenberg · München und Berlin 1958

Inhalt

Prof. Dr. Emil von Skramlik, Berlin, Über die Körperschwankungen beim Stehen. Mit 11 Abbildungen	81
<i>Aus dem Physiologischen Institut der Martin-Luther-Universität, Halle/Saale</i>	
Doz. Dr. Paul-Gerhard Linke, Über den Einfluß elektrischer Hypothalamusreizungen auf den Retikulozytenwert des Kaninchens. Mit 10 Abbildungen	111
<i>Aus dem Physiologischen Institut, Tübingen</i>	
Dr. E. Lutz und Prof. Dr. K. Brecht, Der Sauerstoffverbrauch isolierter Kaltblütermuskeln unter verschiedenen Bedingungen, besonders unter Dehnung. Mit 4 Abbildungen	132
<i>Aus dem Pharmakologischen Institut der Universität Tübingen</i>	
Prof. Dr. Martin Bühler und Dr. Bernhard Hermelink, Untersuchungen über einen Wirkstoff in der Froschhaut. Mit 3 Abbildungen	143
<i>Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg</i>	
Dr. Dietrich Burkhardt, Eine Impedanz-Meßbrücke für elektrophysiologische Messungen. Mit 3 Abbildungen	150
Dr. Dietrich Burkhardt und Prof. Dr. H. Autrum, Ein Impuls-Steuergerät zur Erzeugung von Doppelrhythmen für Reizversuche. Mit 4 Abb.	156

Einbanddecken

für Band 109 und die früheren Bände 103 ff. sind lieferbar.

Preis je Decke DM 3.—

Urban & Schwarzenberg - München und Berlin

Schriftleitung: Prof. B. Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84.

Manuskripte sind zu schicken:

von Arbeiten experimentell-biologischen Inhalts an Prof. Benno Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84, von Arbeiten physiologischen und physiologisch-chemischen Inhalts an Prof. Richard Wagner, Physiologisches Institut, München 15, Pettenkoferstr. 12, Ruf 53 3 35, 51 5 46, von Arbeiten pharmakologischen Inhalts an Prof. August Wilhelm Forst, Pharmakologisches Institut, München 15, Nußbaumstr. 28, Ruf 51 0 34.

Erscheinungsweise: Die Zeitschrift erscheint in Heften von etwa 5 Druckbogen; je 6 Hefte bilden einen Band.

Bezugspreis: Der Preis beträgt für ständige Bezieher je Heft DM 12.50 und je Band DM 75.—. Einzelpreis des Heftes DM 14.—. Einbanddecken DM 3.— je Band.

Anzeigen: Aufträge an den Verlag Urban & Schwarzenberg, München 15, Pettenkoferstraße 18, erbeten.

Über die Körperschwankungen beim Stehen

Von Prof. Dr. Emil von Skramlik (Berlin)*

Mit 11 Abbildungen

I. Einleitung

Eigentlich ist es überraschend, daß man längere Zeit hindurch aufrecht stehen kann ohne zusammenzustürzen. Man braucht ja nur zu bedenken, wie viele Muskeln zusammenarbeiten müssen, damit das Aufrechtstehen beim Menschen gewährleistet ist. Daß es sich hierbei um einen sehr verwickelten physiologischen Apparat handelt, lehrt schon die einfache Tatsache, daß bei vielen nervösen Erkrankungen das Aufrechtstehen sehr schwer beeinträchtigt ist, besonders wenn die Augen geschlossen gehalten werden. Beim Stehen muß es vermieden werden, daß der Körper, der ja aus vielen in sich beweglichen Anteilen besteht, zusammensinkt. Das erfordert aber das Eingreifen zahlreicher Muskeln, vor allem der Strecker. Es muß ja der Schwerkraft entgegengearbeitet werden, die im Sinne des Zusammensackens des Körpers wirkt. Zu diesem Zwecke müssen die Beine gestreckt, auch das Becken in einer solchen Lage fixiert sein, daß es nicht etwa eine Abknickung gegenüber den Beinen erfährt. Die ganze Wirbelsäule muß aufrecht gehalten werden und überdies der Kopf. Die Beanspruchung der Körpermuskeln ist unter diesen Bedingungen verschieden. Während die der oberen Gliedmaßen nur wenig in Anspruch genommen werden, indem diese beim Stehen sozusagen zu beiden Seiten des Rumpfes „herabhängen“, sind die Streckmuskeln der Beine in ganz besonderer Weise zu betätigen.

Neben der Beanspruchung der Muskeln beim Stehen als solcher ist auch der zahlreichen nervösen Antriebe zu gedenken, die dabei von den Zentralstätten ausgehen und nach der Peripherie übertragen werden. Das Stehen erfordert ja eine nicht geringe Willensanspannung, besonders dann, wenn es längere Zeit hindurch in strammer Weise vor sich zu gehen hat. Sicher werden bei diesem Vorgang zahlreiche Muskeln bloß tonisch betätigt; Antriebe von seiten der höchsten Rindenzentren sind für diese Muskeln von untergeordneter Bedeutung. Für das Geradestehen ist es aber unbedingt erforderlich, daß sich der Betreffende vollständig in der Gewalt hat und daß er jede Lageänderung, die ihm beim Aufrechtstehen

* Herrn Prof. Dr. N. Guleke zum 80. Geburtstag am 25. 4. 1958 in freundlicher Erinnerung an gemeinsame Arbeit in Jena zugeeignet.

durch die Schwerkraft droht, mittels Eingreifens anderer Muskeln schnell kompensiert. Es sind also nicht allein die Muskeln, die den Vorgang des Stehens unterstützen. Es werden ja auch zahlreiche Meldungen verwertet, die von der Peripherie ihren Ausgang nehmen, vor allem von den Fußsohlen. Diese Meldungen dienen ebenfalls der ständigen „Korrektur“ bei der Betätigung der Muskeln. Neben den Meldungen von seiten der Empfänger in den Fußsohlen kommen auch noch solche des Gleichgewichtssinns in Frage. Es ist also der Vestibularapparat für das Stehen von nicht geringer Bedeutung. Unterstützend für den Vorgang kommt für gewöhnlich das Auge hinzu, das neben dem Gleichgewichtsapparat in dem Sinne wirkt, daß man tatsächlich eine bestimmte Haltung längere Zeit hindurch einnehmen kann. Wir sind ja in der Lage, die optischen Meldungen zu verwerten und demgemäß einen Einfluß auf den Gleichgewichtsapparat mit allen ihm unterstehenden Muskeln auszuüben.

Wenn man diesen gesamten verwickelten Apparat, der sich aus Anteilen des Zentralnervensystems, aus Nerven und aus Muskeln zusammengesetzt, überblickt, so erhebt sich die Frage, wie weit der gewünschte Erfolg erreicht wird, wie weit also ein Mensch in der Lage ist, eine Zeitlang in einer bestimmten Streckung unbewegt zu verharren. Man wird leicht durch einfache Überlegung zu der Aussage gebracht, daß die ständige Muskelanspannung niemals in allen Teilen in der Weise vor sich geht, daß nicht kleine Spannungsänderungen in den Muskeln und damit kleine Lageänderungen im Kopf, im Rumpf und in den Beinen herbeigeführt werden. Auf diese Weise erklärt es sich, daß niemand die aufrechte Körperhaltung ohne jegliche Korrektur auf längere Dauer einzuhalten vermag. Es werden immer Schwankungen gegeben sein, die allerdings für gewöhnlich, besonders wenn es sich um jugendliche Individuen handelt, ein sehr geringes Ausmaß erreichen. Dieses Ausmaß wächst aber an, je länger der Betreffende eine solche Strecklage einzunehmen hat.

In diesem Zusammenhang erhebt sich die Frage, mit welcher Sicherheit das Geradestehen zustandekommt und zwar beim normalen Menschen. Es ist zu prüfen, wie dies bei offenen und geschlossenen Augen vor sich geht, vor allem auch dann, wenn zum Aufrechtstehen die Füße eine Lage einnehmen, die nicht gewöhnlich ist. Wir kennen das sogenannte Gerade-Strammstehen; es erfolgt in der Weise, daß die beiden Füße mit den Hacken einander berühren und miteinander einen Winkel von über 60° einschließen. Für gewöhnlich ist es allerdings dem Betreffenden überlassen, welchen Winkel seine Füße einschließen. Solange die Augen offen gehalten werden, stößt ein Strammstehen auf keine großen Schwierigkeiten. Offenbar ist unter diesen Bedingungen das Einhalten einer bestimmten Körperlage auch bei neurologischen Kranken möglich.

Erschwert man aber die Bedingungen des Stehens, so werden sich auch beim Normalen Schwankungen des ganzen Körpers ergeben. Eine solche Erschwerung ist schon dann gegeben, wenn man den Betreffenden den Auftrag erteilt, die Füße so aneinander zu schließen, daß sie sich mit den Innenflächen berühren und parallel gelagert sind. Es handelt sich in diesem Falle um den Versuch von *Romberg*¹. Noch härter sind die Bedin-

gungen, wenn der Betreffende angewiesen wird, ein Bein vor das andere zu stellen, sei es das linke vor das rechte, sei es das rechte vor das linke und dann längere Zeit stramm zu stehen. Man spricht in diesem Falle von dem Versuch nach *Mach*². Unter diesen Bedingungen sind die Beine sozusagen hintereinander geschaltet, so daß der Hacken des weiter vorn gelagerten Beines an die Fußspitze des nach hinten gelagerten anstößt. Unter den genannten Bedingungen, vor allem aber beim *Rombergschen* und *Machschen* Verfahren hat man die Feststellung gemacht, daß neurologisch Kranke großen Körperschwankungen unterliegen, ja daß sie zusammenzustürzen drohen sowie sie die Augen schließen. Damit stellen diese beiden Versuche eine Probe da, die beim positiven Ausfall, das ist beim Auftreten starker Körperschwankungen, als ein Zeichen für eine Krankheit zu werten ist; allerdings ist man dann noch nicht in der Lage, die Art der Erkrankung anzugeben. Man kann die Bedingungen auch noch weiter erschweren, indem man die Beine überkreuzen läßt, sei es das rechte über das linke, sei es das linke über das rechte oder daß man den Betreffenden anweist, bloß auf einem Bein zu stehen.

Da auf diesem Gebiet noch keine systematischen Untersuchungen durchgeführt wurden, habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, die Körperschwankungen bei normalen Menschen zu untersuchen bzw. untersuchen zu lassen und zwar bei offenen und bei geschlossenen Augen:

1. in der Grundhaltung der Beine (Strammstehen),
2. beim *Rombergschen* Versuch,
3. beim Spreizen der Beine (Landsknechtsstellung),
4. beim Vorstellen des eines Beines vor das andere,
5. bei Überkreuzung der Beine.

Auch wurde darauf hinausgearbeitet, das Ausmaß dieser Schwankungen kennen zu lernen, wenn man den Versuch durch eine bestimmte Zeit fortsetzt. Die Kurvenzüge sollten eigens in frontal- und sagittalhorizontaler Richtung aufgenommen werden. Bevor ich auf meine Befunde eingehe, sei es mir gestattet, etwas über die bisher vorliegenden Untersuchungen vorzubringen.

Der erste, der auf diesem Gebiet experimentiert hat, war *Vierordt*³. Er prüfte den „Stabilitätsgrad“, wie er es nannte, bei verschiedenen Stehweisen. Untersucht wurde von ihm das Stehen auf einem Bein, sodann das Stehen gleichmäßig auf beiden Beinen, wobei selbstverständlich eine ganze Anzahl von Kombinationen möglich ist. Zur Verzeichnung der Körperschwankungen wurde auf dem Haupt der Vp. ein Pinsel befestigt, dessen Bewegungen auf einer über dem Kopf befestigten Platte, die zuvor berußt worden war, verzeichnet wurden. Eine Analyse der Kurvenzüge ist unter diesen Bedingungen nicht möglich; man bekommt eine Art von Zerrbild. *Leitenstorfer*⁴ hat in diesem Falle von Kephalogrammen gesprochen und solche unter verschiedenen Bedingungen aufgenommen. Freilich ist auch aus seinen Versuchen nur wenig zu entnehmen. Je länger der Betreffende zu stehen hat, um so größer werden die allgemeinen Ausschläge; dasselbe ist der Fall, wenn man die Stehbedingungen erschwert.

Nach dem Verfahren von *Vierordt* gewinnt man wirre Kurvenzüge, die sich vielfach durchflechten, so daß es nicht möglich ist, die einzelnen Bewegungen zu verfolgen. Es war demgemäß empfehlenswert, eine Auflösung der Kurven-

züge in zwei Ebenen vorzunehmen. *Liebert*⁵ bediente sich zur Verzeichnung der Bewegungen der Helmspitze (nach *Vierordt* und *Leitenstorfer*) zweier Fick-scher Arbeitssammler, von denen der eine hinter, der andere seitlich von der Vp. aufgestellt war. Die Bewegungen, die der Kopf durchführte, wurden von den Arbeitssammlern summiert. Man kann dabei ein Maß für den Umfang der Bewegungen, die während der Stehzeit zustande kommen, in mm gewinnen. Die Vpn. standen in diesem Falle mit seitlich schlaff herunterhängenden Armen so, daß beide Füße miteinander einen nach vorn offenen Winkel von 30 bis 45° einschlossen; sie betrachteten dabei eine in etwa 250 cm Entfernung befindliche gelb getönte Wand. Die Fixation eines bestimmten Punktes war nicht vorgeschrieben.

Bei dieser Gelegenheit hat es sich gezeigt, daß bei jedem Menschen während des Stehens Schwankungen vorkommen, die um so stärker ausgeprägt sind, je länger das Stehen anzuhalten hat; freilich ergeben sich bei diesen Versuchen auch individuell bedingte Unterschiede in der Art und dem Ausmaß der Schwankungen. Die Beziehung der Amplitude der sagittal- zu den frontalthorizontalen Schwankungen pendelt etwas, auch bei dem gleichen Individuum; sie bewegt sich im allgemeinen zwischen 2 und 3. Irgendeine Besserung durch Wiederholung des gleichen Versuchs ließ sich nicht feststellen. Bemerkenswert war es, daß jeder Mensch bei längerem Stehen seinen Schwerpunkt nach irgendeiner Richtung zu verlagern „trachtete“, die indessen nicht konstant war.

Die Untersuchungen von *Liebert* wurden durch *Schildbach*⁶ weitergeführt. Seine Aufgabe war es, die Schwankungen beim Stillstehen unter verschiedenen Bedingungen des Standes zu untersuchen. Beim Stehen mit geschlossenen Hacken sind die Gesamtschwankungen des Körpers am kleinsten, wenn der Winkel, den die Füße miteinander einschließen, zwischen 30 und 45° beträgt. Vergrößert man ihn, so nehmen vor allem die Schwankungen in sagittalhorizontaler Richtung zu; steht man mit parallelgelagerten Füßen still, so daß die Unterstützungsfläche in sagittalhorizontaler Richtung gleichbleibt, während sie in der frontalen vergrößert wird, so nehmen die Schwankungen mit Zunahme des Abstandes der Füße voneinander zuerst ab. Am ruhigsten steht man bei einem Fußabstand von zwei Fuß. Sowie der Zwischenraum zwischen den beiden Füßen die doppelte Fußbreite übersteigt, beobachtet man ein sehr starkes Anwachsen der Schwankungen. Diese Art der Haltung der Beine entspricht der Grundstellung, wie sie von den *Landsknechten* im Mittelalter eingenommen wurde. Es macht objektiv keinen Unterschied aus, ob man mit bloßen oder mit beschuhten Füßen steht. Ein Faradisieren der Unterschenkel übt auf die Sicherheit eines solchen Stehens keinen Einfluß aus. Bei verbundenen Augen sind die Schwankungen sehr viel ausgeprägter als bei geschlossenen; man hat offenbar bei offenen Augen einen gewissen Anhaltspunkt in der Umwelt, der das Stillstehen erleichtert. Weist man die Vp. an, irgendwelche Denkaufgaben während des Stehens zu lösen, so werden die Schwankungen beim Stillstehen kleinschlägiger.

In neuerer Zeit hat *Grandjean*⁷ die Körperschwankungen zu registrieren versucht, die beim Stehen zu verzeichnen sind. Es geschah dies bei verbundenen Augen und bloßen Füßen. Dabei sollten die Füße sich mit den Hacken berühren und einen Winkel von 60° miteinander einschließen. Die Vorrichtung, die er dabei benutzt hat, besteht aus einem starren Hebel, der auf dem Kopf befestigt wird. Mittels eines Fadens und zweier weiterer Hebelsysteme werden die Bewegungen des Kopfes auf einen Sperrzahn übertragen, der um eine Achse beweglich ist. Durch diese Vorrichtung wird ein feinzahnliges Rad in einer bestimmten Richtung vorangetrieben; mittels einer Feder ist dafür gesorgt, daß das Hebelsystem, das in den genannten Sperrzahn eingreift, stets wieder in dieselbe Normallage zurückgelangt. Ein zweiter Sperrzahn dient dazu, die Bewegungen des Rades aufzuhalten bzw. ein Zurückrollen des Zahnrades zu verhindern. Eine weitere Sperrzahnvorrichtung vermittelt Stromschlüsse auf elektromagnetischem Wege, die zur Verzeichnung gelangen. Mittels der Zahl dieser

Kontaktausschläge in einer bestimmten Zeit kann man die Größe des Weges bestimmen, der bei den Bewegungen des Kopfes bzw. des Körpers zurückgelegt wird. Benutzt wurden jeweils zwei Registrierapparate, die unter einem Winkel von 90° zueinander angeordnet waren. Auch jetzt sollten die Körperschwankungen nicht nur in der Richtung rechts—links, sondern auch vorn—hinten zur Verzeichnung gelangen.

Bei den Versuchen von *Grandjean* hat es sich gezeigt, daß die „Gleichgewichtsbewegungen“ mit zunehmender Seehöhe eine Verringerung erfahren; er arbeitete zuletzt in einer Höhe von 3450 m, die dem Jungfrauojoch entspricht. Diese Verminderung der Körperbewegungen in der Höhe wich aber in dem Augenblick, wo die Vp. von neuem ins Tiefland gelangte. *Grandjean* hat weniger darauf hinausgearbeitet, die Körperbewegungen unter verschiedenen Bedingungen zu verfolgen, als vielmehr darauf, die Standfestigkeit in größeren Höhen als ein Ergebnis der Höhenlage mitzuverwerten.

Alles in allem lehren diese Angaben, daß das Problem des Standes noch nicht mit hinreichender Sicherheit bearbeitet ist. Es hat sich die Notwendigkeit herausgestellt, eine Auflösung der Körperschwankungen in zwei zueinander senkrechten Ebenen vorzunehmen und genaue Angaben über diese zu machen unter der Voraussetzung, daß die Füße zueinander eine verschiedene Lage einnehmen. Darüber soll in den nachfolgenden Zeilen berichtet werden:

II. Eigene Untersuchungen

Zur Aufnahme der Schwankungen, die beim Stehen stets zu verzeichnen sind, war es erforderlich, eine eigene Apparatur zu entwickeln. Im wesentlichen sind Körperschwankungen in zweierlei Richtungen zu verzeichnen: Von links nach rechts bzw. umgekehrt sowie von vorn nach hinten bzw. umgekehrt; diese kombinieren sich untereinander in wechselnder Weise.

Die Vpn. trugen auf dem Kopf eine Art von Helm mit breiten Lücken, um das Tragen zu erleichtern. Er saß auf dem Kopf fest genug, so daß er mit diesem sozusagen eine Einheit bildete. Seine Befestigung erfolgte mittels eines Stirn- und Kinnbandes. Dieser Helm trug auf seinem höchsten Punkt einen senkrechten Stab, den man in seiner Länge verstellen konnte. Die Schwankungen, die er beim Stehen vollführte, wurden dann mit Hilfe einer eigenen Vorrichtung aufgenommen unter Aufteilung in die beiden vorhin genannten Hauptrichtungen. Dafür kamen (s. Abb. 1 und 2) zwei Hebel in Frage (H_1 und H_2), die jeweils um eine Achse (D) drehbar waren. Die Hebelarme waren nicht gleich; derjenige, der die Schreibspitze trug, war der kürzere, die Schreibspitze selbst war mit ihm gelenkig verbunden. Dabei wurde die Schwerkraft ausgenutzt, daß diese jeweils wieder in die gleiche Lage zurückkam und gleichmäßig auf die Trommelfläche aufdrückte. Auf diese Weise war eine entsprechende Aufzeichnung der Kurven sichergestellt. Unter den genannten Bedingungen erfuhren die Ausschläge im allgemeinen eine Verkleinerung auf etwa $1/2,35$.

Das andere Ende eines jeden Hebelarmes wies einen Schlitz auf. In diesen griff der senkrechte Stab ein, der dem Scheitel aufsaß, so daß die beiden Hebel unabhängig voneinander in Betätigung gerieten. Sollte z. B. die Bewegung links—rechts bzw. umgekehrt allein registriert werden, so arbeitete bloß der Hebel H_1 , während der andere, der für die Verzeichnung der Bewegung von vorn nach hinten bzw. umgekehrt da war (H_2), von diesem Geschehen nicht betroffen wurde. Analoges gilt, wenn ausschließlich eine Bewegung von vorn nach hinten bzw. umgekehrt in Frage kam. In diesem Falle arbeitete nur der Hebel H_2 , während der andere Hebel dadurch nicht in Mitleidenschaft gezogen

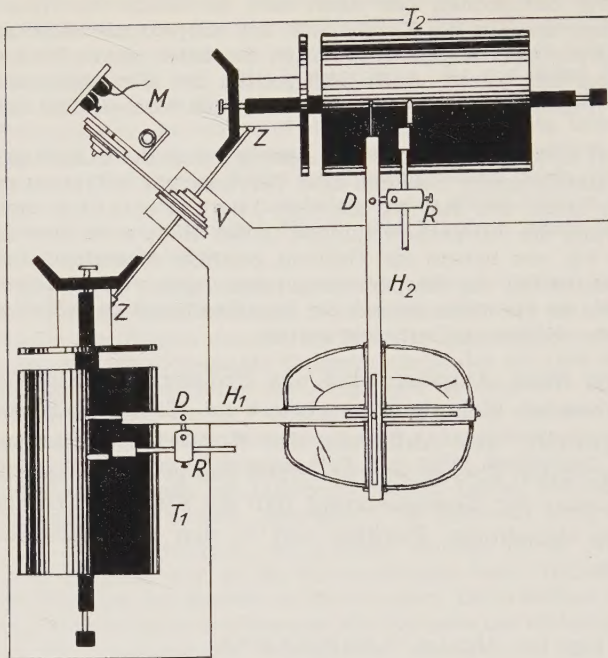


Abb. 1. Ansicht der Vorrichtung zur Registrierung der Kopfbewegungen beim Stehen von oben gesehen. Es bedeuten: T_1 die Trommel, auf der die Bewegungen von links nach rechts bzw. umgekehrt mit Hilfe des Hebels H_1 verzeichnet werden, T_2 die Trommel, auf der die Bewegungen von vorn nach hinten bzw. umgekehrt mit Hilfe des Hebels H_2 verzeichnet werden. D bedeutet den Stift, um den sich die Hebel drehen, R die Registriermagneten, M den Motor, Z die Zahnräder und V das Vorgelege. Die Bewegungen der beiden Trommeln sind synchronisiert. Die Zeit wird jeweils mit Hilfe der Registriermagneten R verzeichnet.

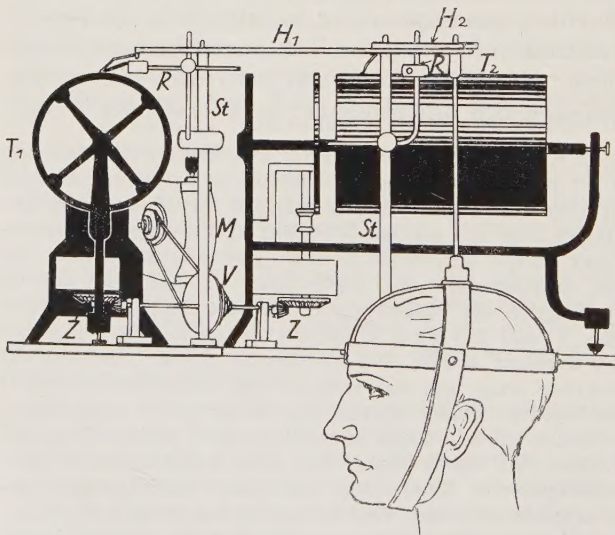


Abb. 2. Ansicht der Apparatur von der Seite. Es bedeuten: T_1 und T_2 die Trommeln, H_1 den Hebel, der die Kopfbewegungen von links nach rechts bzw. umgekehrt verzeichnet, der zweite H_2 ist bei dieser Zeichnung nicht zu sehen, R den Registriermagneten, der mit der Drehachse des Hebels auf einem Stativ St befestigt ist, V das Vorgelege, Z die Zahnräder.

wurde. Natürlich war es durchaus möglich, Bewegungen der beiden Hebel in den vorhin genannten Richtungen gleichzeitig aufzunehmen. Das Hebelsystem befand sich genau 2,05 m über dem Boden.

Die Aufzeichnung der Hebelbewegungen erfolgte auf berußtem Papier, mit dem die Trommeln zweier Kymographien überzogen waren. Diese waren horizontal auf einem massiven Gestell untergebracht, das sich über dem Kopf der Vp. befand und möglichst erschütterungsfrei stand. Die Achsen der Kymogra-

phien schlossen miteinander einen Winkel von 90° ein; sie waren so untergebracht, daß sich die eine vor, die andere rechts von dem Kopf der Vp. befand. Durch ein entsprechendes Vorgelege ließ sich die Trommelgeschwindigkeit nach Belieben regeln. Beide Trommeln wiesen den gleichen Gang auf; waren sie doch miteinander eigens gekoppelt. Ihr Antrieb erfolgte mittels eines elektrisch betriebenen Motors. Mit den Hebelausschlägen wurde auf den beiden Trommeln auch die Zeit in $\frac{1}{10}$ Sekunden aufgenommen. Dazu dienten elektrisch betriebene Registriermagneten und ein Metronom. Der Sekundenwert des mm war im Durchschnitt 0,2. In den Kurvenzügen selbst war die Richtung festgelegt. Links bzw. vorn befanden sich in ihnen oben rechts bzw. hinten unten. Das mußte bei der Deutung der Kurven entsprechende Berücksichtigung finden.

Bei der Umrechnung der Ausschläge in den Kurven war zweierlei zu beachten: Einmal die Größe der Vp., sodann die Hebelwirkung. Durch den Helm mit dem vertikalen Stab, der auf dem Kopf getragen wurde, erfuhren die wirklichen Ausschläge eine Vergrößerung. Diese war um so stärker, je länger der Stab, je kleiner also die Vp. war. Die Vergrößerung läßt sich durch die Zahlenbeziehung $2,05 : \text{Körpergröße}$ ausdrücken. Durch die angewandte Hebelvorrichtung kommt es aber zu einer Verkleinerung der Kurvenzüge und zwar im Verhältnis $1 : 2,35$. Beide Faktoren beeinflussen also die Höhe des Ausschlages auf dem beruhten Papier. Er mußte also mit einem entsprechenden Faktor f multipliziert werden, der sich unter Berücksichtigung der Vergrößerung auf der einen und der Verkleinerung auf der anderen Seite ergab. Für meine Vpn. schwankte dieser Faktor zwischen 2,0 und 2,1; erst unter seiner Benutzung bekam man den wahren Ausschlag des Scheitels des Kopfes bei jeder Vp.

Der Kopf vollführt mit dem Körper Drehbewegungen. Wird der Körper einigermaßen in sich versteift, ebenso der Kopf auf dem Körper, so erfolgen diese im Tarsocruralgelenk, das beim Stehen dem Boden sehr nahe ist. Man kann dann den ganzen Körper in seiner Länge als eine Art von Hebelarm ansehen, das vorhin genannte Gelenk als eine Art von Kugelgelenk, in dem dieser Hebelarm hin- und hergeschwenkt wird. Dies gilt in erster Linie für den Fall, daß die Füße mit den Hacken zusammenstoßen, vorzugsweise in jener Stellung, die bei dem *Rombergschen* Versuch eingenommen wird. Bei allen anderen Stellungen der Beine bzw. der Füße liegen die Dinge grundsätzlich etwas anders. An gegebener Stelle wird darauf eigens die Rede gebracht werden.

Die gewonnenen Kurven mußten einer Analyse unterworfen werden. Am einfachsten geschieht dies in der Weise, daß man die beiden Kurvenzüge übereinander legt, also den Kurvenzug in der Richtung von links nach rechts über denjenigen, der die Bewegungen von vorn nach hinten zum Ausdruck bringt. Als erstes ist es erforderlich, sich darüber ins Klare zu kommen, welche Bewegungen des Kopfes man aus den Kurvenzügen entnehmen kann. Als veränderliche Größen kommen in Frage: Die Frequenz der Schwankungen, ihre Amplitude, das Phasenverhältnis der beiden Kurvenzüge und endlich u. U. die Abweichung von derjenigen Lage, die man als Mittellage anzusprechen hat. Beim wirklich aufrechten Stehen (ohne Bewegungen) stellt der Stab, der auf dem Helm aufsitzt, die Fortsetzung der Körperachse dar. Jetzt stehen die beiden Hebel sozusagen auf Null; jeder von ihnen ist dann waagrecht gelagert. Zieht man unter diesen Bedingungen eine Linie auf dem bewußten Papier der beiden Trommeln, so entspricht diese der Null-Linie. Der Ausgangspunkt der

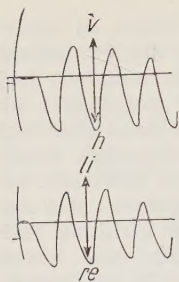


Abb. 3. Die Apparatur wird im Sinne des Uhrzeigers, von oben betrachtet, willkürlich in Bewegung gesetzt. Oberer Teil: Registrierung der Ausschläge vorn gegenüber hinten (v , h); unterer Teil: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li , re).

Drehungen muß auf jeder Trommel markiert werden. So ist man sicher, daß man beim Übereinanderpausen keine Fehler begeht; es könnten sonst Phasenverschiebungen vorgetäuscht werden, die in Wirklichkeit gar nicht gegeben sind.

Macht der Hebel H_1 keine Ausschläge, so kommt eine einfache Bewegung des Kopfes von vorn nach hinten bzw. umgekehrt in Frage; vollführt der Hebel H_2 keine Ausschläge, so handelt es sich um eine einfache Bewegung des Kopfes und Körpers in der Richtung links-rechts bzw. umgekehrt. Unter der Voraussetzung, daß die beiden Kurvenzüge die gleiche Frequenz und auch die gleiche Amplitude aufweisen, bedeutet ein entgegengesetzter Ausschlag der beiden Hebel, daß die Bewegung von rechts vorn nach links hinten vor sich geht bzw. umgekehrt; decken sich demgegenüber die beiden Kurvenzüge in ihrem Verlauf vollständig, so kommt eine Bewegung von rechts hinten nach links vorn bzw. umgekehrt in Frage.

Unter diesen Bedingungen ist ein Phasenunterschied in beiden Kurvenzügen nicht zu verzeichnen. Ist aber ein solcher gegeben und die Frequenz sowie die Amplitude in den beiden Kurvenzügen gleich, so bewegt sich der Kopf im Kreise. Dies gilt allerdings nur für den Fall, daß der Unterschied in den beiden Phasen $\frac{1}{4}$ des gesamten Schwingungszuges ausmacht. Phasendifferenzen in den beiden Kurvenzügen deuten darauf hin, daß die Bewegung in der einen Richtung früher einsetzt als in der anderen. Das ist vorzugsweise bei Drehbewegungen jeglicher Art der Fall, gleichgültig ob dabei ein Kreis oder eine Ellipse beschrieben wird. Aus den Kurvenzügen läßt sich sogar der Sinn der Drehung entnehmen. Schreibt nämlich der Hebel H_1 beim Aufsteigen der Kurve vor dem Hebel H_2 , so handelt es sich, s. Abb. 3, um eine Bewegung des Kopfes im Sinne des Uhrzeigers. Wenn dagegen der Hebel H_1 wieder beim Kurvenaufstieg nach dem Hebel H_2 zu arbeiten einsetzt, so handelt es sich um eine Bewegung des Kopfes in entgegengesetztem Sinne des Uhrzeigers, s. Abb. 4.

Hierbei ist eine Anzahl von Kombinationen möglich. Ist die Amplitude bei der Aufzeichnung durch den Hebel H_1 größer als durch den Hebel H_2 , so bewegt sich der Kopf auf der Bahn einer quergestellten Ellipse; ist dagegen umgekehrt die Amplitude der Aufzeichnung durch den Hebel H_1 kleiner als durch den Hebel H_2 , so vollführt der Kopf eine Drehbewegung auf einer längsgestellten Ellipse. Im ersten Falle steht die längere Achse der Ellipse senkrecht auf der Sagittal — (Median) — ebene des Schädels, im zweiten Falle fällt sie mit dieser zusammen. Betrifft die Abweichung vorzugsweise die

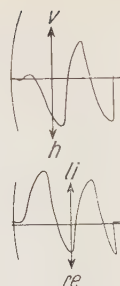


Abb. 4. Die Apparatur wird im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, von oben betrachtet, willkürlich in Bewegung gesetzt. Oberer Teil: Registrierung der Ausschläge vorn gegenüber hinten (v, h); unterer Teil: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re).

Links-Rechtsrichtung, so vollführt der Kopf Bewegungen im Zickzack, gegebenenfalls in der Art einer auseinandergezogenen Spirale parallel zur Sagittalebene des Kopfes. Wenn diese Abweichungen vorzugsweise in der Vorn- und Hintenrichtung erfolgen, so kommt ein gleiches in Frage. Freilich ist jetzt die Zickzacklinie oder die auseinandergezogene Spirale senkrecht zur Sagittalebene des Kopfes gelagert. Weitere Kombinationen brauchen hier nicht eigens besprochen zu werden, da sie für die vorliegende Untersuchung von keiner wesentlichen Bedeutung sind. Durch Übereinanderlagerung bzw. Übereinanderpausen der beiden Kurvenzüge läßt sich ohne besondere Schwierigkeit die Bewegungsform des Kopfes bzw. dessen Lagerung in einem gegebenen Augenblick ermitteln. Das ist der große Vorzug dieser Verzeichnung gegenüber dem einfachen Verfahren von Vierordt bzw. Leitenstorfer.

Ein wirkliches Stillstehen des Kopfes bzw. Körpers ist niemals gegeben. Ein solches wäre nicht einmal dann zu verzeichnen, wenn der Stand durch vier Extremitäten gesichert wäre wie bei den Tieren und nicht durch zwei wie beim aufrechtstehenden Menschen. Die vielen symmetrisch gelagerten Muskeln, die den Körper in einer bestimmten Lage aufrecht erhalten, arbeiten weder gleichartig noch gleichzeitig. Eine sichere Betätigung der Agonisten und Antagonisten am Rumpf bzw. den Beinen ist niemals gegeben. Zu diesem Zwecke müßte ein völliges Gleichgewicht im Arbeiten der Muskeln sämtlicher 4 Seiten, also links und rechts sowie vorn und hinten zu verzeichnen sein. Eine gewisse asymmetrische Stellung des Körpers wird darauf beruhen, daß die Innervation der vorhin erwähnten Muskeln verschiedene Grade erreicht. Sind z. B. die Muskeln auf der rechten Körperseite stärker angespannt als auf der linken, so kommt eine Abweichung des Rumpfes nach rechts in Frage, umgekehrt eine solche nach links, wenn die Muskeln auf der linken Körperseite stärker in Tätigkeit geraten als auf der rechten. Sinngemäß kommt eine Abweichung nach vorn in Frage, wenn die Muskeln auf der vorderen Körperseite stärker arbeiten als auf der hinteren; arbeiten sie umgekehrt auf der hinteren Körperseite stärker als auf der vorderen, so ist eine Abweichung nach hinten gegeben*).

* Wahrscheinlich spielen bei diesem Geschehen Regelvorrichtungen eine sehr wichtige Rolle, wie sie R. Wagner (vergl. z. B. den Aufsatz „Biologische Reglermechanismen“ in Z. VDI 96, 123. 1954) mit großer Eindringlichkeit zur Darstellung gebracht hat. Es ist aber anzunehmen, daß es sich beim Stehen nicht um eine einfache, sondern um eine komplizierte Regelung handelt, bei der mehrere „Mechanismen“ zusammenwirken und in entsprechender Weise ineinandergreifen. Schließlich sind ja an dem Zustandekommen des Stehens sehr verschiedenartige Einrichtungen im menschlichen Körper beteiligt.

Niemals zu vergessen sind aber die Gegenregulationen. Arbeitet nämlich eine Muskelgruppe auf der einen Seite stärker als auf der entgegengesetzten, so werden sofort die Muskeln auf der Gegenseite unter dem Einfluß des Vestibulapparates eingreifen. Das führt dazu, daß die Ausschläge des Kopfes ununterbrochen abwechseln, daß also ständig Hin- und Herbewegungen des Rumpfes und des Kopfes zu verzeichnen sind. Der Scheitel des Kopfes als höchste Stelle kann eigentlich niemals in Ruhe sein, er wird vielmehr nach der einen oder anderen Seite ausschlagen, ein Geschehen, das in geregelter, aber auch in völlig unregelter Form vor sich gehen kann.

Aus den Kurvenzügen kann man in einem gewissen Umfang die Art der Bewegung des Scheitels entnehmen. Bisher wurde ausschließlich daran gedacht, daß der Kopf die Bewegungen des ganzen Körpers andeutet. Das könnte der Fall sein, wenn man die Rumpf- und Beckenmuskeln ganz besonders anspannt. Man darf es aber nie vergessen, daß überall gelenkige Verbindungen gegeben sind, durch die auch die Mannigfaltigkeit der Bewegungen des Kopfes eine Vergrößerung erfährt. Es kommen in Frage: Bewegungen im Becken, im Rumpf und endlich im Kopf selbst. Dabei ist noch gar nicht in Berücksichtigung gezogen, daß Schwankungen auch dadurch zustande kommen, daß in den Gelenken an der unteren Extremität Verstellungen vorkommen, z. B. im Kniegelenk. Es ist also ein ausserordentlich verwickelter Mechanismus, der hier ins Spiel tritt, von dem wir nur die Resultierende erfassen. Vorerst sind wir nur schwer in der Lage, die einzelnen Komponenten herauszugreifen. Auf diese Tatsachen muß mit Nachdruck hingewiesen werden. Verzerrungen der Kurvenzüge in dem erwähnten Sinne werden auch dann festzustellen sein, wenn man den Körper möglichst versteift.

Die Versuche wurden an insgesamt 4 Personen durchgeführt⁸. Mit jeder wurden mehrere Versuche der gleichen Art angestellt und zwar jeweils bei Aufnahme der Bewegungen des Kopfes in den beiden aufeinander senkrechten Richtungen. In einer Versuchsreihe mußte die Vp. die Augen offen, in einer zweiten geschlossen halten. Ausserdem erfolgte eine Aufnahme des Geschehens unmittelbar nach Einleitung des Versuches, eine weitere 120 Sekunden später. Aus der Erfahrung ist es ja bekannt, daß die Körperschwankungen mit Zunahme der Dauer des Versuches bei jeder Art der Haltung der Füße erheblich zunehmen. Die Vpn. konnten ihr Schuhwerk anbehalten. Durch Ablegen der Schuhe wird zweifellos die Empfindlichkeit der Haut auf den Fußsohlen gesteigert, da sie ja jetzt entweder unmittelbar oder nur durch Vermittlung der Strümpfe mit dem Boden in Verbindung tritt. Insofern ist *Grandjaen* recht zu geben; es unterliegt aber ebenso wenig einem Zweifel, daß durch Ablegen des Schuhwerks die Sicherheit des Stehens eine gewisse Einbuße erfährt, weil der Fuß jetzt nicht mehr mit einer so breiten Unterlage auf dem Boden aufruht, wie dies bei Verwendung von Schuhwerk der Fall ist.

Die Versuche waren insofern unwissentlich, als die Vpn. das Ergebnis nicht erfuhren; sie sollten in keiner Weise beeinflusst werden.

Im Experimentierraum herrschte völlige Ruhe. Bei den Versuchen mit offenen Augen sah die Vp. gerade vor sich hin; sie hatte aber nicht den Auftrag, einen bestimmten Punkt in der Umwelt zu fixieren.

Die Frequenz der groben und feinen Schwankungen in den Kurven wurde so ermittelt, daß etwa 8 Wellen ausgezählt und die dazu gehörigen Zeiten dann ausgemessen wurden*. Die Umrechnung erfolgte jeweils auf die Dauer einer Minute. Zur Bestimmung der mittleren Amplitude (A_m) wurden einige Schwingungen, zumindest 5, meist 10 benachbarte in ihren größten Ausschlägen nach der einen wie der anderen Seite ausgemessen und daraus das Mittel genommen. Wenn die Werte eng beieinander lagen und der gefundene Mittelwert halbiert wird, so bekommt man den mittleren Ausschlag nach der einen Seite. Diese mittlere Amplitude wurde mit einem \pm Zeichen versehen, weil ja sowohl ein Ausschlag nach der einen wie auch nach der entgegengesetzten Seite in Frage kam.

Bei der Angabe der „Abweichungen“ handelt es sich um etwas anderes. Der Kurvenzug kann nämlich fortlaufend nach der rechten oder nach der linken Seite „ausschlagen“ bzw. nach vorn oder hinten. In diesem Falle wurde die ganze verzeichnete Kurve bewertet und die Mittelstellung des ersten und letzten Ausschlages bestimmt. Man verband diese beiden Punkte durch eine gerade Linie miteinander und ermittelte ihre Abweichung von der Null-Linie an Hand des Tangens des Anstiegswinkels α . α ist mit einem Pluszeichen versehen, wenn die Abweichung nach links oder vorn, mit einem Minuszeichen, wenn sie nach rechts oder hinten erfolgte.

Nunmehr sollen die Befunde bei der verschiedenen Art des Stehens systematisch beschrieben werden. Die Reihenfolge ist bei der Besprechung aller Versuche die gleiche, ebenso die Belegung durch entsprechende Abbildungen.

A. Die Körperschwankungen beim Stehen in der Grundhaltung

Bei dieser Haltung berühren sich die Füße mit den Hacken und zwar so, daß sie miteinander einen Winkel von 90° einschließen. Die bei verschiedenen Versuchen gefundenen Mittelwerte für die Frequenz, die mittlere Amplitude und dem Winkel α sind in Tabelle 1 für zwei Vpn. zusammengestellt. In diesem Falle handelt es sich um die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links-rechts bzw. vorn-hinten. Bei dieser Art von Stellung kommen ausgeprägte Schwankungen in beiden Richtungen vor.

1. *A u g e n o f f e n*. Die Frequenz der groben Schwankungen war in der Richtung links-rechts bei jeder Vp. genau gleich der Frequenz der Schwankungen in der Richtung vorn-hinten. Dies gilt, unabhängig davon, ob die Aufnahme unmittelbar nach Einleiten des Versuchs oder nach 2 Minuten Stehdauer erfolgte. Zu Anfang schwankte diese Frequenz bei verschiedenen Vpn. zwischen 8 und 12, nach Ablauf von zwei Minuten zwischen

* Die genaue Auswertung der Kurven ist einem weiteren Aufsatz vorbehalten.

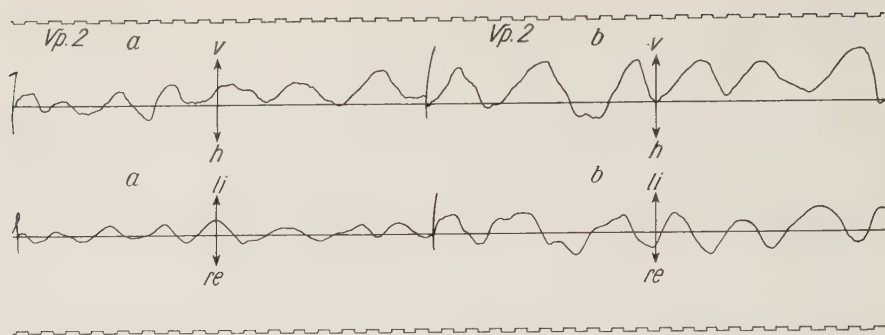


Abb. 5. Grundhaltung der Füße, Augen geschlossen. Vp. 2, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn gegenüber hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square\square\square = \frac{1}{10}$ sec.

Tabelle 1

Grundhaltung

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

VS.	Vp.	f	Augen offen						Augen geschlossen					
			l - r		v - h		f	l - r		v - h		f		
			A_m	α	A_m	α		A_m	α	A_m	α		A_m	α
I	1	12	$\pm 0,73$	$- 0^\circ 50'$	12	$\pm 0,63$	$- 0^\circ 50'$	18	1,53	$+ 1^\circ 50'$		18	$\pm 1,05$	$+ 1^\circ 20'$
	3	10	$\pm 0,13$	$- 3^\circ$	10	$\pm 0,35$	$+ 0^\circ 40'$	12	0,57	$- 2^\circ$		12	$\pm 0,79$	$- 1^\circ 10'$
II	1	13	$\pm 1,22$	$- 0^\circ 40'$	13	$\pm 1,19$	$- 1^\circ 30'$	18	2,11	0		18	$\pm 1,68$	0
	3	12	$\pm 0,32$	$- 0^\circ 30'$	12	$\pm 0,33$	$- 2^\circ$	12	0,86	$- 3^\circ 10'$		12	$\pm 0,76$	$- 4^\circ 50'$

10 und 16 je Minute (vergl. auch Abb. 5 a, b). Wenn der Versuch länger andauert, so steigt die Frequenz der Schwankungen etwas an und zwar in den beiden senkrecht aufeinanderstehenden Richtungen, aber im allgemeinen nur wenig. Daß bei diesem Geschehen individuell bedingte Schwankungen vorkommen, ist nicht weiter überraschend.

Was A_m anbelangt, so schwanken diese Werte individuell sehr stark, unabhängig davon, ob die Richtung links-rechts oder vorn-hinten ins Auge gefaßt wird. Allerdings ist bei derselben Vp. im allgemeinen A_m in seinem Ausmaß ziemlich unabhängig davon, in welcher Richtung die Schwankungen vor sich gehen, ob von links nach rechts bzw. von vorn nach hinten. Mit zunehmender Dauer des Versuchs nimmt A_m beachtlich zu.

Nur in seltenen Fällen bewegt sich die Kurve richtig um die Mittellage hin und her. Sie weicht vielmehr, gemessen an der Größe des Winkels α von der Null-Linie ab. Doch sind diese Abweichungen manchmal sehr gering. Im großen ganzen sind für dieselbe Vp. die Vorzeichen dieser Ab-

weichungen gleich. Es kamen vor allem Abweichungen nach links und hinten vor mit recht beträchtlichen individuell bedingten Schwankungen. Der Winkel α erreichte nicht selten den Wert von nahezu 4° .

2. Augen geschlossen. In dem Augenblicke, wo man die Augen schließt, nimmt die Frequenz der groben Schwankungen ganz wenig zu. Sie ist also etwas größer, als wenn man die Augen offen hält. Es entfällt jetzt eben ein gewisser „Anhaltspunkt“ für die betreffende Vp. Ist dieser auch nicht sehr bedeutungsvoll, so wird doch an Hand optischer Eindrücke die Sicherheit des Stehens vergrößert. Auch in diesem Falle war die Frequenz der Schwankungen für jede Vp. in beiden Richtungen dieselbe und zwar sowohl zu Beginn des Versuchs als auch zwei Minuten später.

Es nimmt bei Ausschluß der Augen aber nicht nur die Frequenz der Schwankungen etwas zu, sondern auch deren mittlere Amplitude. Nach zwei Minuten Stehdauer ergab sich in manchen Fällen eine Steigerung dieses Wertes auf das vier-, ja sogar mehrfache des anfänglichen Wertes. Wieder ergaben sich Abweichungen von der Null-Linie, die jetzt zum Teil bis auf über 5° anstiegen. Aus dem Vorzeichen von α kann man entnehmen, daß sich Kopf und Körper mehr und mehr nach vorn neigen.

Paust man die beiden Kurvenzüge (für die Richtung links-rechts und vorn-hinten) übereinander, so läßt sich eine Phasendifferenz in den Schwankungen feststellen: es vollführt also der Kopf Drehbewegungen und zwar im Sinne von Ellipsen; die Amplituden in den beiden aufeinander senkrecht stehenden Richtungen sind niemals gleich. Die Achsen dieser Ellipsen wachsen um so mehr an, je länger der Versuch anhält, ganz besonders aber, wenn man die Augen geschlossen hält.

Beim Stehen spielen reflektorische Prozesse zur Aufrechthaltung der Körperlage eine außerordentlich wichtige Rolle und zwar solche, die nicht nur durch die Augen, sondern auch durch den Vestibularapparat vermittelt werden und sich in den Beinen, vor allem den Fußsohlen äußern. Daneben kommen auch Regulationen in Frage, die durch das Kleinhirn zustande kommen. Trotzdem alle Teilapparate des Körpers dem Zuge der Schwerkraft folgen, die ja darauf hinauswirkt, ein Zusammensacken des Körpers herbeizuführen, bleibt die Haltung des Körpers aufrecht. Die Regulationen sind aber niemals vollkommen, das ergibt sich aus der Tatsache, daß wir nicht völlig ruhig gerade stehen können, besonders dann nicht, wenn sich der Versuch über längere Zeit erstreckt. Es machen sich bald Ermüdungserscheinungen bemerkbar, die darin ihren Ausdruck finden, daß die Sicherheit der Regulation mehr und mehr eine Einbuße erfährt.

Beim Betrachten der Kurvenzüge in den Abb. 5 und 6 ergibt es sich, daß neben den groben Körperschwankungen auch noch solche feiner Art zu verzeichnen sind. Man beobachtet sie wohl in beiden Richtungen, doch sind sie in der Richtung vorn—hinten besonders leicht zu erkennen. Sie superponieren sich den groben Schwankungen. In erster Linie hätte man daran denken können, daß diese Erzitterungen etwas mit der Apparatur zu tun haben. Das ist aber, wie eigene Versuche gelehrt haben, in Wirk-

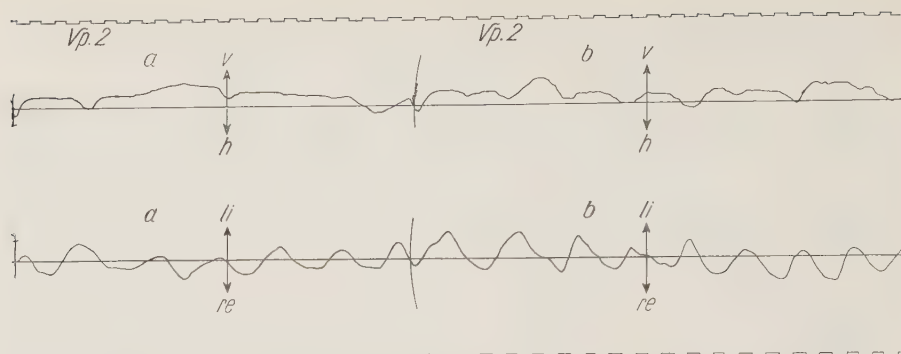


Abb. 6. Haltung der Füße wie beim Romberg'schen Versuch, Augen geschlossen. Vp. 2, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn gegenüher hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüher rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square\square = \frac{1}{4}$ sec.

lichkeit nicht der Fall. Es lassen sich bei Betätigung der beiden Hebel mittels einer Hand auf dem beruhten Papier der beiden Trommeln ganz gerade Striche ziehen. Die feinen Erzitterungen müssen also schon mit der Muskulatur des Körpers zusammenhängen. Was die Frequenz dieser Schwankungen anbelangt, so bewegt sie sich im allgemeinen um etwa 200 in der Minute. Der niedrigste Wert war bei Berücksichtigung beider Richtungen 192, der höchste 252. Der Körper vollführt also Erzitterungen in einer Frequenz von 3 bis 4 je Sekunde. Die mittlere Amplitude dieser feinen Schwankungen ist außerordentlich gering, sie beträgt etwa 0,1 bis 0,2 cm. Mit der Herz- und Atemfrequenz haben diese feinen Erzitterungen nichts zu tun. Man könnte daran denken, daß für die groben Schwankungen die großen, kräftigen Muskeln des Körpers verantwortlich zu machen sind, für die feinen Schwankungen vorzugsweise die kurzen, schwachen Muskeln am Halse. Es mag sein, daß man diese Beobachtungen in Einklang bringen kann mit den Feststellungen von *Rohracher*⁹, der in neuerer Zeit aus Anlaß anderer Versuche einschlägige Beobachtungen gemacht hat und diese merkwürdigen Vibrationen mit Vorgängen im Innern des Körpers in Zusammenhang bringt. Jedenfalls lehrt diese Übereinstimmung, daß die feinen Erzitterungen nichts mit der Apparatur zu tun haben, sondern tatsächlich beim Stehen zustandekommen.

B. Die Körperschwankungen beim Rombergschen Versuch

In diesem Falle liegen die beiden Füße mit den Innenflächen in gleicher Entfernung vom Körper aneinander. Die Zahlenwerte, die bei verschiedenen Versuchen gefunden wurden, sind in Tabelle 2 zusammengestellt (s. auch Abb. 6 a, b). Es handelt sich auch wieder nur um die groben Ausschläge des Körpers in Richtung links—rechts bzw. vorn—hinten. In erster Linie ist darauf hinzuweisen, daß bei dieser Art von Fußstellung vorzugsweise Schwankungen in der Richtung links—rechts gegeben sind. Es dürfte dies wohl damit zusammenhängen, daß nach vorn zu gewisser-

Tabelle 2

Füße geschlossen gehalten (Versuch nach Romberg).

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

			Augen offen						Augen geschlossen					
			l - r			v - h			l - r			v - h		
VS.	Vp.	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	
I	1	26	$\pm 0,35$	$\pm 1^\circ 30'$	0	0	0	34	$\pm 0,89$	$\pm 2^\circ 30'$	28	$\pm 0,43$	$- 8^\circ 50'$	
	3	14	$\pm 0,30$	$\pm 0^\circ 40'$	0	0	$- 5^\circ 20'$	12	$\pm 0,61$	0	10	$\pm 0,33$	$- 9^\circ 50'$	
II	1	28	$\pm 0,86$	$\pm 2^\circ$	0	0	$- 2^\circ 40'$	28	$\pm 1,58$	0	20	$\pm 0,58$	0	
	3	14	$\pm 0,75$	$\pm 0^\circ 50'$	0	0	$- 8^\circ$	6	$\pm 2,10$	$- 3^\circ 20'$	6	$\pm 0,69$	$- 8^\circ 20'$	

maßen eine Art Sperrvorrichtung durch die Füße gegeben ist, die eine entsprechende Länge aufweisen.

1. **Augen offen.** Zu Beginn des Versuches bewegte sich die Frequenz der groben Schwankungen in der Richtung links—rechts zwischen 10 und 26 je Minute. Sie nimmt manchmal etwas zu, wenn der Versuch zwei Minuten lang durchgeführt wird. Die Zunahme ist allerdings gering; sie beträgt zwei bis vier Schwankungen in der Minute. In der Richtung vorn—hinten sind bei dieser Fußhaltung zum Teil überhaupt keine groben Erschütterungen des Körpers und des Kopfes festzustellen gewesen (s. auch Abb. 6 a, b).

Was die mittlere Amplitude anbelangt, so ist diese zu Anfang des Versuches sehr gering. Mit zunehmender Dauer des Versuches nimmt sie allerdings auf das doppelte des ursprünglichen Wertes zu. Für die Richtung vorn—hinten ist, falls überhaupt Schwankungen zu verzeichnen sind, die Zunahme der mittleren Amplitude außerordentlich gering.

Auch in diesem Falle ergaben sich bestimmte Abweichungen von der Null-Lage, die individuell nicht unbeträchtlich schwanken und im allgemeinen nach zwei Minuten Stehdauer eine Verstärkung aufweisen. Solche Abweichungen von der Null-Lage kommen merkwürdigerweise nicht nur in der Richtung links—rechts, sondern auch vorn—hinten auf und erreichen bei längerer Dauer des Versuches über -5° .

2. **Augen geschlossen.** Bei geschlossenen Augen ist die Frequenz der groben Schwankungen in Richtung links—rechts gleich zu Beginn des Versuches nicht unbeträchtlich. Es handelt sich um Werte von 34 je Minute. Mit zunehmender Dauer des Versuches ändert sich an diesen Zahlenwerten verhältnismäßig wenig; jedenfalls kann man hierfür keine Regel aufstellen, da oft eine Erniedrigung der Frequenz festzustellen ist. Hervorzuheben ist es, daß die Schwankungen in der Richtung vorn—hinten bei geschlossenen Augen in einer auffällig hohen Frequenz vor sich gehen, während sie bei offenen Augen zum Teil gar nicht zu verzeichnen waren.

Gegenüber den Verhältnissen bei offenen Augen weist A_m ausnahmslos jetzt eine Steigerung auf, die ein hohes Ausmaß erreicht, wenn der Versuch 2 Minuten anhält. In der Richtung links—rechts sind Werte für A_m bis zu $\pm 2,1$ cm zu verzeichnen gewesen. Auch in der Richtung vorn—hinten waren diese Schwankungen in ihrem Ausmaß nicht mehr zu vernachlässigen, sie bewegten sich um $\pm 0,5$ cm. Abweichungen von der Null-Linie sind gegeben, ganz besonders große in der Richtung vorn—hinten, wobei Werte von nahezu -9° erreicht, ja sogar überschritten werden. Daß unter solchen Bedingungen Gegenregulationen einsetzen, um ein Fallen zu verhüten, ist nicht weiter überraschend. Sie waren bei den Vpn. zum Teil sogar sehr ausgeprägt.

Beim sogenannten *Rombergschen* Versuch sind also vorzugsweise Schwankungen des Körpers und damit des Kopfes in der Richtung links—rechts gegeben. Das „Umfallen“ in dieser Richtung ist offenbar erleichtert, wenn die Füße parallel zueinander angeordnet sind. In Grundhaltung sind die Schwankungen in der Links—Rechtsrichtung stark gemindert, weil die Füße einen nach vorn zu offenen Winkel einschließen. Auf diese Weise werden die Bewegungen des Körpers in der genannten Richtung abgefangen.

Der Versuch von *Romberg* wird in der Klinik sehr viel benutzt. Es soll ja geprüft werden, wie weit der betreffende Kranke in der Lage ist, bei geschlossenen Füßen zu stehen und zwar unter der normalen Bedingung des Eingreifens des Gesichtssinns und auch nach Ausschluß der Augen. Solange die Augen offengehalten werden, kann der Betreffende sein Gleichgewicht einigermaßen aufrecht erhalten; in dem Augenblick, wo er die Augen schließt, beginnt er zu schwanken, vorzugsweise nach der Seite. Diese Schwankungen können ein solches Ausmaß annehmen, daß der Betreffende umstürzt, wenn er die Augen nicht rechtzeitig öffnet, oder wenn er, z. B. durch das Eingreifen einer zweiten Person, vor dem Sturz nicht bewahrt wird. Man spricht von einer sogenannten statischen Ataxie, die ein Ausdruck für die Asynergie der Zusammenziehung derjenigen Muskeln ist, die beim Stehen bzw. beim Gang benötigt werden.

Wenn man den Kurvenzug in der Abb. 6 a, b ins Auge faßt, so fallen wieder neben den groben Schwankungen *f e i n e* auf, die sich den ersten superponieren. Man beobachtet sie in beiden Richtungen, also sowohl in Richtung links—rechts als auch vorn—hinten. Die Werte für die Frequenz, die von mir ermittelt wurden, bewegten sich zwischen 144 und 228 zu Beginn, zwischen 108 und 204 am Ende des Versuches. Danach macht es den Eindruck, als ob die Frequenz dieser Erzitterungen mit der Dauer des Versuches abnehmen würde. Was die mittlere Amplitude dieser feinen Erzitterungen anbelangt, so bewegt sie sich in beiden Richtungen zu Beginn des Versuches um $\pm 0,2$ cm. Ein Anstieg ist zu verzeichnen, sowie der Versuch zwei Minuten anhält. Es macht in bezug auf die Frequenz dieser Erzitterungen als auch deren mittlerer Amplitude nur sehr wenig aus, ob die Augen offen oder geschlossen gehalten werden. Während die groben Schwankungen durch das Eingreifen des Gesichtssinns eine Min-

derung in der Frequenz und Amplitude erfahren, ist das bei den feinen Erzitterungen nicht der Fall. Man muß daraus den Schluß ziehen, daß diese feinen Erzitterungen von dem Eingreifen des Auges unabhängig sind.

C. Die Körperschwankungen beim breitbeinigen Stehen

Es handelt sich in diesem Falle um ein Stehen mit gespreizten Beinen; dabei wird die Haltung eingenommen, wie von den *Landsknechten* im 15. und 16. Jahrhundert auf Wache. Offenbar hat es sich schon damals gezeigt, daß durch sie ein längeres Strammstehen ermöglicht wird. Die bei verschiedenen Versuchen im Mittel gefundenen Zahlenwerte sind in Tabelle 3 zusammengestellt auch wieder, soweit es sich um grobe Ausschläge des Körpers handelt. In erster Linie ist darauf hinzuweisen, daß bei dieser Art von Stellung der Füße Schwankungen vorzugsweise in der Richtung vorn—hinten aufkommen (s. auch Abb. 7 a, b). Die Schwankun-

Tabelle 3

Stellung breitbeinig.

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

			Augen offen						Augen geschlossen					
			l - r			v - h			l - r			v - h		
VS.	Vp.	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	
I	1	18	$\pm 0,14$	0	20	$\pm 0,88$	$-1^\circ 10'$	28	$\pm 0,33$	$+0^\circ 40'$	28	$\pm 1,53$	$+2^\circ 20'$	
	3	6	$\pm 0,11$	$-0^\circ 40'$	6	$\pm 1,03$	$+1^\circ 20'$	5	$\pm 0,16$	0	5	$\pm 2,16$	$+5^\circ 10'$	
II	1	20	$\pm 0,27$	$-0^\circ 40'$	20	$\pm 1,90$	$-2^\circ 20'$	26	$\pm 0,66$	$-0^\circ 40'$	26	$\pm 2,87$	$+2^\circ 40'$	
	3	6	$\pm 0,28$	$-2^\circ 30'$	7	$\pm 1,68$	$-6^\circ 50'$	6	$\pm 0,28$	-2°	6	$\pm 2,18$	$+3^\circ 20'$	

gen in der Links—Rechtsrichtung werden nicht etwa völlig ausgeschaltet, sie werden aber doch weitgehend abgefangen.

1. *Augen offen.* In der Links—Rechtsrichtung ist die Frequenz der Schwankungen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle dieselbe wie in Vorn—Hintenrichtung. Es kommen aber auch häufige Ausnahmen vor in dem Sinne, daß die Schwankungen in der Richtung vorn—hinten wirklich erheblich häufiger sind als in Richtung links—rechts. Bei längerem Anhalten des Versuches ist eine Steigerung der Frequenz nicht mit Sicherheit festzustellen gewesen.

Was A_m anbelangt, so ist diese in Richtung links—rechts klein, s. Tabelle 3. Die Werte bewegen sich zu Anfang des Versuches um $\pm 0,12$ cm,

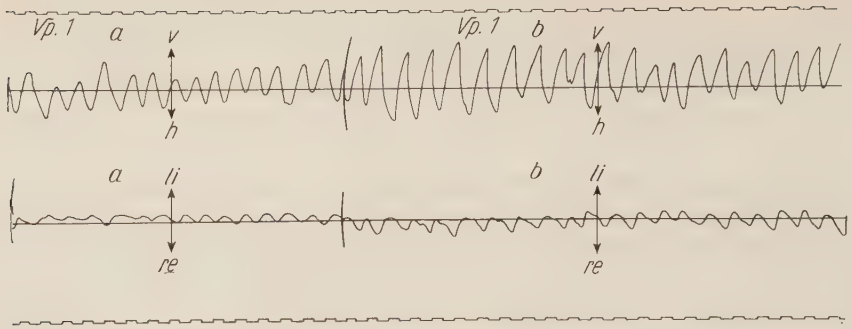


Abb. 7. Haltung der Füße breitbeinig, Augen geschlossen. Vp. 1, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn gegenüber hinten (v , h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li , re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square = \frac{1}{4}$ sec.

nach 2 Minuten anhaltendem Versuch $\pm 0,2$ cm. In bezug auf die Richtung vorn—hinten liegen die Dinge ganz anders, da ist die mittlere Amplitude der Schwankungen sehr beträchtlich; schon zu Beginn des Versuches beträgt sie $\pm 0,5$ cm; zu Ende des Versuches werden Werte bis zu ± 2 cm erreicht. Jedenfalls lehrt diese Tatsache, daß den Schwankungen in der Richtung vorn—hinten das Übergewicht über die Schwankungen in Richtung links—rechts zukommt. Die Abweichungen von der Null-Linie sind in der Richtung links—rechts sehr gering. In Richtung vorn—hinten werden Werte bis zu -4° , ja sogar bis -6° erreicht, wenn der Versuch längere Zeit anhält.

2. Augen geschlossen. Nach Ausschluß der Augen nimmt die Frequenz der Schwankungen oft ganz beträchtlich zu. Es werden Werte zwischen 20 und 28 je Minute erreicht, ja sogar bis zu 32 je Minute, wenn der Versuch eine Zeitlang anhält. Erhebliche Unterschiede in der Frequenz dieser groben Schwankungen bei der Richtung links—rechts gegenüber vorn—hinten sind nicht festzustellen gewesen.

A_m bewegt sich in der Richtung links—rechts um $\pm 0,2$ cm. In der Richtung vorn—hinten sind die Ausschläge sehr viel größer und erreichen nicht selten ± 3 cm. Die Abweichungen von der Null-Linie sind in bezug auf die Richtung links-rechts sehr gering, in Richtung vorn—hinten sind sie dagegen sehr stark ausgeprägt und erreichen bei länger anhaltendem Versuch Werte bis zu -7° .

Bei der breitbeinigen Stellung werden also vom Kopf bzw. vom Körper (Rumpf) Ellipsen beschrieben, deren lange Achse mit der Sagittal- (= Median-)ebene des Kopfes zusammenfällt. Es geht dies im wesentlichen aus zwei Tatsachen hervor: Die Frequenz der Schwankungen ist in den beiden senkrecht aufeinander angeordneten Richtungen annähernd gleich; das deutet auf Drehbewegungen hin.

Die mittlere Amplitude ist aber in den beiden Richtungen verschieden. Sie ist in der Richtung vorn—hinten sehr viel größer als in der Richtung links—rechts. Dies weist auf das Beschreiben von längsgestellten Ellipsen hin.

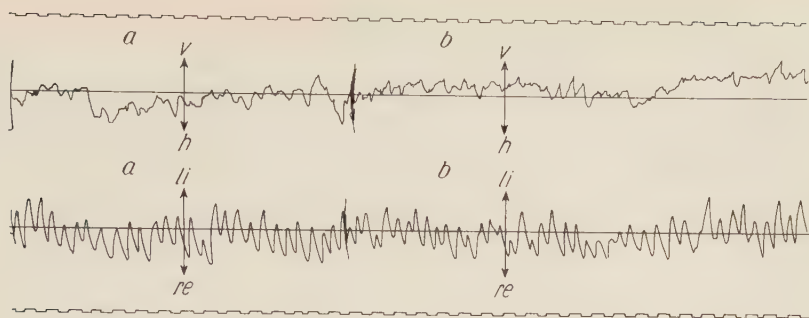


Abb. 8. Rechter Fuß vor den linken gestellt, Augen geschlossen. Vp. 1, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn—hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square = \frac{1}{11}$ sec.

Auch jetzt werden feine Schwankungen beobachtet, die sich den groben superponieren. Ihre Frequenz schwankte zwischen 100 und 240 je Minute bei einer Amplitude von $\pm 0,2$ cm im Durchschnitt.

D. Körperschwankungen beim Vorstellen des einen Beines vor das andere

a) Vorstellen des rechten Beines vor das linke

In diesem Falle trifft der Hacken des rechten Fußes die Spitze des linken. Ein Fuß bildet dann gewissermaßen die Fortsetzung des anderen und zwar in sagittalhorizontaler Richtung. Bei diesen Versuchen fällt es vor allem auf (s. Abb. 8 a, b), daß die Schwankungen in der Richtung links—rechts sehr viel ausgeprägter (größere Amplitude) sind als in der Richtung vorn—hinten. In der erstgenannten Richtung sind deutlich Wellenzüge zu erkennen, die eine gewisse Regelmäßigkeit aufweisen; das aber ist in der Richtung vorn—hinten nicht der Fall. Es machen sich in diesen Kurvenzügen vor allem nur feinere Erzitterungen bemerkbar. Diese Tatsache ist nicht überraschend: Wenn nämlich die Beine in der angegebenen Weise hintereinander angeordnet sind, so kommen in erster Linie Schwankungen des Körpers in der Richtung links—rechts in Frage. In dieser Richtung ist das „System“ des Körpers sehr leicht zu verlagern, während dies in der Richtung vorn—hinten auf gewisse Schwierigkeiten stößt und zwar wegen der Anordnung der Beine, die den Stand in einem gewissen Umfang versteifen und Bewegungen in dieser Richtung erschweren.

1. Augen offen. Wie aus der Tabelle 4 hervorgeht, sind die groben Schwankungen in der Richtung links—rechts recht beträchtlich. Ihre Frequenz bewegt sich bei verschiedenen Vpn. zwischen 36 und 96 je Minute. Nach einem länger andauernden Stehen ändert sich an dieser Frequenz verhältnismäßig wenig. Was die mittlere Amplitude (A_m) anbelangt, so schwankt diese individuell etwas; anfänglich bewegt sie sich zwischen $\pm 0,6$ und $\pm 1,9$ cm; dauert der Versuch einige Zeit an, so nimmt die mitt-

Tabelle 4

Rechter Fuß vor den linken gestellt.

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

		Augen offen						Augen geschlossen					
		l - r			v - h			l - r			v - h		
VS.	Vp. f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	
I	1	54	$\pm 0,6$	$+ 1^\circ 10'$	72	$\pm 0,2$	0°	108	$\pm 1,6$	0°	78	$\pm 0,7$	$- 0^\circ 45'$
	3	36	$\pm 1,9$	0°	54	$\pm 0,4$	$+ 1^\circ 10'$	42	$\pm 3,7$	0°	72	$\pm 0,8$	$+ 6^\circ 60'$
II	1	48	$\pm 1,6$	$- 1^\circ 55'$	84	$\pm 0,2$	$+ 2^\circ 20'$	126	$\pm 1,3$	0°	108	$\pm 0,4$	$+ 3^\circ$
	3	36	$\pm 3,0$	$- 2^\circ 40'$	48	$\pm 0,6$	$+ 4^\circ 10'$	48	$\pm 3,7$	$+ 3^\circ 30'$	66	$\pm 1,0$	$+ 5^\circ$

lere Amplitude an Ausmaß zu. Die Abweichungen von der Null-Linie, die durch den Winkel α ihren Ausdruck finden, sind im allgemeinen sehr gering gewesen, sie bewegten sich zwischen 0,5 und 1,0 Grad. Nach Ablauf von 2 Minuten Stehdauer nahm dieser Ausschlag etwas zu, allerdings nur unwesentlich. Bei manchen Vpn. schwankten die Wellen gleichmäßig um die Null-Lage herum.

Die Schwankungen in der Richtung vorn—hinten erfolgten auch in einer nicht unbeträchtlichen Frequenz, die sich zu Beginn des Versuches zwischen 54 und 78, nach 2 Minuten Stehens zwischen 48 und 84 je Minute bewegte. Die mittlere Amplitude dieser Schwankungen war aber mit etwa $\pm 0,3$ cm sehr gering; sie erfuhr bei längerer Fortsetzung des Versuches nur eine unwesentliche Steigerung. Auffällig ist es, daß für die Ausschläge vorn—hinten die Abweichungen von der Null-Lage schon zu Beginn des Versuches einen höheren Wert aufweisen als in der Richtung vorn—hinten (bis zu nahezu 7°). Diese Abweichungen wuchsen bei allen Vpn. ganz erheblich an, wenn sich der Versuch über einen Zeitraum von 2 Minuten erstreckte.

2. *Augen geschlossen.* Vor allem fällt es auf, daß die Frequenz der Ausschläge nach Ausschluß der Augen zunimmt, aber nicht ausnahmslos. Es ergaben sich hier recht erhebliche individuell bedingte Schwankungen. Hält der Versuch 2 Minuten an, so ist die Frequenz der groben Schwankungen zum Teil recht beträchtlich. Es wurden Werte bis zu 126 je Minute erreicht. Die mittlere Amplitude ist gleich zu Anfang sehr groß gewesen; sie bewegte sich zwischen $\pm 1,2$ und $\pm 3,7$ cm. Hielt der Versuch eine Zeitlang an, so wuchs die mittlere Amplitude noch weiter an. Zum Teil ergaben sich recht beträchtliche Abweichungen von der Null-Lage, die $\pm 9^\circ$ erreichten.

In der Richtung vorn—hinten bewegte sich die Frequenz der groben Schwankungen zwischen 36 und 78 je Minute. Sie wies eine recht erhebliche Steigerung auf, wenn sich der Versuch über 2 Minuten erstreckte.

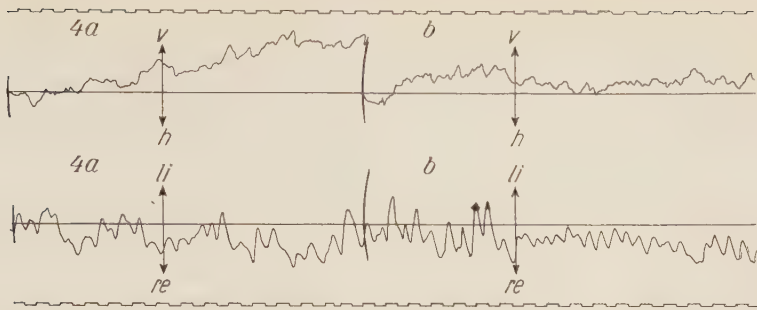


Abb. 9. Linker Fuß vor den rechten gestellt, Augen geschlossen. Vp. 1, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn—hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit \square = $\frac{1}{10}$ sec.

Die mittlere Amplitude in dieser Richtung war verhältnismäßig gering; sie bewegte sich zwischen $\pm 0,7$ und $\pm 1,2$ cm. Die Abweichungen von der Null-Linie waren gleich zu Beginn des Versuches recht groß. Sie erfuhren im allgemeinen bei länger dauerndem Stehen eine Steigerung, bei einer Vp. bis auf $+ 9^\circ$.

Neben den groben Schwankungen machten sich noch in beiden Richtungen feine Erzitterungen bemerkbar und zwar sowohl in der Richtung links—rechts als auch vorn—hinten. Die Frequenz dieser Schwankungen betrug um 200 es ergeben sich aber in Richtung vorn—hinten erhebliche höhere Zahlenwerte (bis zu 384). Daß es sich um feine Erzitterungen handelte, geht vor allem aus ihrer Amplitude hervor, die im allgemeinen $\pm 0,1$ cm betrug und sich selten bis auf $\pm 0,4$ cm steigerte.

b) Vorstellen des linken Beines vor das rechte

In diesem Falle handelt es sich um eine spiegelbildliche Stellung zu derjenigen, die unter a) beschrieben wurde. Auch hier lehrt es ein erster Überblick, daß Schwankungen gröberer Art, vor allem in der Richtung links—rechts, festzustellen sind (s. Abb. 9 a, b).

1. Augen offen. Zu Beginn des Versuches (s. Tabelle 5) schwankte die Frequenz der groben Erzitterungen in der Richtung links—rechts zwischen 30 und 90 je Minute. Aus der Streubreite geht ja ohne weiteres hervor, daß sich hier große individuell bedingte Unterschiede ergeben. Mit zunehmender Dauer des Versuches nimmt die Frequenz dieser groben Schwankungen zu, allerdings manchmal nur in wenig ausgeprägter Weise. Die mittlere Amplitude ist sehr groß, sie schwankt um $\pm 1,0$ cm und erreicht nach 2 Minuten Dauer des Versuches oft einen Wert bis zu $\pm 3,0$ cm. Die Abweichungen von der Null-Lage waren verhältnismäßig gering. Der höchste dabei ermittelte Wert war -2° .

2. Augen geschlossen. Bei Ausschluß der Augen erfahren die ganzen Erscheinungen eine wesentliche Verstärkung. Die Frequenz der groben Schwankungen in der Richtung links—rechts ist recht erheblich; die gefundenen Werte bewegten sich zwischen 60 und 90 je Minute. Hielt

Tabelle 5

Linker Fuß vor den rechten gestellt.

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

		Augen offen						Augen geschlossen					
		l - r			v - h			l - r			v - h		
vs.	Vp. f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	
I	1	66	$\pm 0,5$	$-2^\circ 20'$	78	$\pm 0,2$	$-1^\circ 10'$	96	$\pm 0,5$	-3°	72	$\pm 0,5$	$+8^\circ 40'$
	3	48	$\pm 1,6$	$-1^\circ 10'$	48	$\pm 0,4$	$+4^\circ 35'$	60	$\pm 2,8$	$-4^\circ 10'$	52	$\pm 1,0$	0°
II	1	78	$\pm 0,6$	$-1^\circ 10'$	84	$\pm 0,3$	$-1^\circ 30'$	114	$\pm 1,5$	$-3^\circ 25'$	108	$\pm 0,5$	$+3^\circ 30'$
	3	44	$\pm 3,2$	$-0^\circ 45'$	36	$\pm 0,7$	0°	72	$\pm 3,3$	-3°	60	$\pm 1,1$	0°

der Versuch 2 Minuten an, so ergab sich eine Steigerung bis auf 72, ja sogar auf 114 je Minute. Hand in Hand mit der Erhöhung der Frequenz geht eine Vergrößerung der mittleren Amplitude einher, die sich zu Beginn des Versuchs zwischen $\pm 0,5$ und $\pm 2,8$ cm bewegte und nach 2 Minuten Versuchsdauer auf $\pm 1,5$ bzw. $\pm 3,3$ cm anstieg. Die mittleren Abweichungen von der Null-Lage, die durch den Winkel α zum Ausdruck gebracht werden, sind schon zu Beginn des Versuchs nicht unerheblich. Daran ändert sich bei längerem Stehen allerdings nur wenig.

Was die Schwankungen in der Richtung vorn—hinten anbetrifft, so ist deren Frequenz annähernd die gleiche wie bei offenen Augen. Daran ändert sich nicht sehr viel, wenn die Versuchsdauer 2 Minuten anhält. Die mittlere Amplitude der Schwankungen war sehr gering, jedenfalls erheblich geringer als in der Richtung links—rechts. Die mittleren Abweichungen von der Null-Lage waren zum Teil recht ausgeprägt. So ergab sich bei Vp. 1 gleich zu Anfang des Versuchs für den Winkel α ein Wert $+8^\circ 40$ Minuten.

In den Kurvenzügen sind wieder feine Erzitterungen festzustellen, deren Frequenz recht erheblich war. Es ergaben sich dabei starke, individuell bedingte Schwankungen, die ihren Ausdruck in der Frequenz finden, für die der niedrigste Wert von 88 und der höchste Wert von 396 gefunden wurde. Durch längeres Anhalten des Versuchs ändert sich an diesen Zahlenwerten nur sehr wenig. Die mittlere Amplitude der feinen Erzitterungen ist gering und schwankt im allgemeinen um $\pm 0,2$ cm.

Überblicken wir nunmehr die gesamten Versuchsergebnisse aus dieser Reihe (D), so muß in erster Linie auf die Tatsache hingewiesen werden, daß bei dieser abnormen Fußstellung vor allem Körperschwankungen in der Richtung links—rechts vorkommen. Natürlich sind auch solche in der Richtung vorn—hinten gegeben, doch handelt es sich bei den letzteren weniger um irgendwelche regelmäßigen Wellenzüge, vielmehr um Erzitterungen, die sich auf einer Linie aufbauen, welche manchmal An- und Ab-

schwellungen aufweist. Besonders ausgeprägt ist die Erscheinung, daß sich bei diesem Versuch die einzelnen Vpn. verschieden verhielten. Sie ließen sich in zwei Hauptgruppen einteilen: Solche, bei denen die groben Schwankungen eine hohe Frequenz mit geringer Amplitude aufwiesen und solche, bei denen eine geringe Frequenz mit sehr hoher Amplitude zu verzeichnen war. Bei der ersten Gruppe war die höchste Frequenz 96 je Minute, die höchste Amplitude $\pm 0,7$ cm; bei der zweiten Gruppe betrug die höchste Frequenz 48 je Minute mit einer höchsten Amplitude von $\pm 1,6$ cm.

Aus den gesamten Kurvenzügen kann man den Eindruck gewinnen, daß während der groben Schwankungen in der Richtung links—rechts feine Erzitterungen des Körpers und des Schädels in der Richtung vorn—hinten auftreten. Es handelt sich also offenbar um die Überlagerung zweier Kurvenzüge, von denen der eine eine verhältnismäßig geringe Frequenz hoher Amplitude, der andere eine hohe Frequenz mit geringer Amplitude aufweist. Man könnte also davon sprechen, daß von dem Scheitel als höchstem Punkt des Körpers eine Art von Sägelinie beschrieben wird. Ob dabei das rechte Bein vor dem linken oder das linke Bein vor dem rechten steht, ist für dieses Ergebnis ziemlich gleichgültig.

E. Körperschwankungen beim Überkreuzen des einen Beines über das andere

a) Überkreuzen des rechten Beines über das linke Bein

Diese Art der Beinhaltung verursacht im allgemeinen lange nicht solche Beschwerden wie das Vorstellen des einen Beines vor das andere. Sie vermittelt nämlich entgegen den Erwartungen einen ganz guten Stand. In Tabelle 6 sind die groben Schwankungen bei offenen und geschlossenen Augen verzeichnet und zwar sowohl zu Beginn als auch am Ende des Versuches, nämlich nach 2 Minuten anhaltendem Stehen (s. auch Abb. 10 a, b). Ein Unterschied in der Frequenz der Schwankungen zwischen links—rechts

Tabelle 6

Rechter Fuß über den linken geschlagen.

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

			Augen offen						Augen geschlossen					
			l - r			v - h			l - r			v - h		
VS.	Vp.	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	
I	1	36	$\pm 1,2$	0°	42	$\pm 1,0$	$+ 0^\circ 45'$	54	$\pm 2,5$	$+ 1^\circ 10'$	56	$\pm 2,6$	$+ 5^\circ$	
	3	42	$\pm 0,5$	$- 0^\circ 45'$	40	$\pm 1,8$	$- 3^\circ 05'$	60	$\pm 1,5$	$- 4^\circ 55'$	60	$\pm 1,7$	$+ 1^\circ 10'$	
II	1	48	$\pm 2,0$	0°	50	$\pm 1,4$	0°	56	$\pm 2,5$	$- 2^\circ 20'$	64	$\pm 2,1$	0°	
	3	24	$\pm 3,7$	0°	28	$\pm 2,3$	0°	42	$\pm 2,0$	$- 6^\circ 50'$	42	$\pm 2,4$	$+ 1^\circ 45'$	

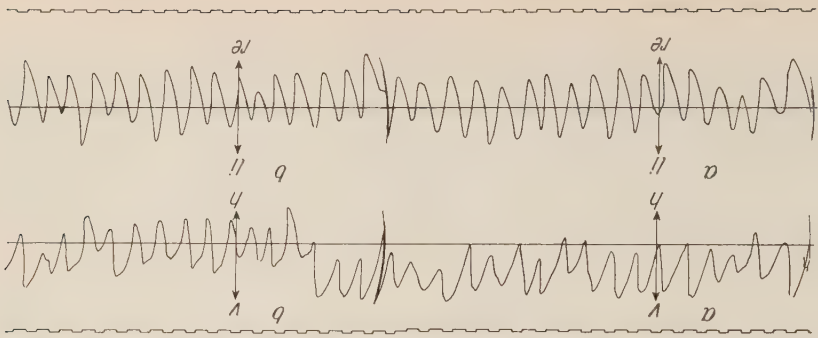


Abb. 10. Rechter Fuß über den linken geschlagen, Augen geschlossen. Vp. 1, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn—hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square\square = \frac{1}{10}$ sec.

und vorn—hinten ist, wenn überhaupt, gerade nur angedeutet. Auch der Unterschied in der Amplitude ist in diesen beiden Fällen sehr gering. Dies besagt, daß vom Scheitel, wenn auch nicht im strengen Sinne des Wortes, so doch annähernd, Bewegungen in einer Kreisbahn erfolgen. Für dieses Ergebnis ist es qualitativ gleichgültig, ob die Augen offen oder geschlossen gehalten werden; in quantitativer Beziehung ergeben sich allerdings zwischen diesen beiden Versuchsergebnissen nicht unbeträchtliche Unterschiede.

1. **Augen offen.** Die Frequenz der groben Schwankungen in der Richtung links—rechts bewegte sich zu Beginn des Versuches zwischen 20 und 42 und zu Ende des Versuches zwischen 24 und 48. Es kommt also mit der Zeit zu einer nicht unerheblichen Steigerung der Frequenz dieser groben Schwankungen. Die Kurvenzüge (s. Abb. 10 a, b) lehren es, daß Wellen beschrieben werden, die allerdings bei einer Person gleichmäßiger sind als bei einer anderen.

Die mittlere Amplitude bewegte sich zu Anfang zwischen $\pm 0,5$ und $\pm 1,2$ cm; nach 2 Minuten anhaltendem Stehen war eine Steigerung auf zwischen $\pm 0,8$ bis $\pm 3,7$ cm zu verzeichnen. Die Abweichungen von der Null-Lage waren in diesem Falle verhältnismäßig wenig ausgeprägt.

In der Richtung vorn—hinten entspricht die Frequenz der groben Schwankungen im großen ganzen derjenigen, die in Richtung links—rechts zu verzeichnen war. Dabei ist es gleichgültig, ob die Aufnahme zu Beginn oder beim Abschluß des Versuches stattfand. Im ersten Falle bewegte sich die mittlere Amplitude zwischen $\pm 0,6$ und $\pm 1,8$ cm, im letzten zwischen $\pm 0,8$ und $\pm 2,3$ cm. Sie nimmt also mit der Dauer des Versuches zu. Auch in diesem Falle waren die Abweichungen von der Null-Lage ziemlich unbedeutend.

2. **Augen geschlossen.** Die Frequenz der groben Schwankungen nimmt jetzt zu; sie steigt im allgemeinen auf etwa das $1\frac{1}{2}$ fache des ursprünglichen Wertes an. Wenn der Versuch länger anhält, so ergibt sich eine Verlängerung der Frequenz, manchmal im Sinne einer Steigerung,

manchmal merkwürdigerweise im Sinne einer Herabsetzung. Die mittlere Amplitude ist gegenüber den Verhältnissen bei offenen Augen erheblich gesteigert; die Werte bewegten sich zwischen $\pm 1,1$ und $\pm 2,5$ cm. Eine Veränderung durch längeres Stehen ergab sich kaum. Die mittleren Abweichungen von der Null-Linie sind zum Teil recht hoch gewesen. Der höchste Wert für α betrug zu Anfang des Versuchs nahezu -5° , am Ende des Versuchs nahezu -7° .

In der Richtung vorn—hinten entspricht im großen ganzen die Frequenz der groben Schwankungen derjenigen, wie sie in der Richtung links—rechts zu verzeichnen war. Die Abweichungen zwischen den beiden Werten waren verhältnismäßig gering. Zu Beginn des Versuchs schwankte die Frequenz zwischen 30 und 60, am Ende zwischen 40 und 72. Die mittlere Amplitude ist jetzt annähernd die gleiche gewesen wie in der Richtung links—rechts; sie erfährt, wenn überhaupt, mit zunehmender Dauer des Versuchs nur eine ganz schwache Steigerung. Die Abweichungen von der Null-Lage sind dagegen sehr stark ausgeprägt. Werte für α von $+ 8^\circ$ sind keine Seltenheit gewesen.

Auch in diesem Falle machten sich neben den groben Schwankungen auch noch feine Erzitterungen bemerkbar, die in einer Frequenz von um 100 je Minute vor sich gingen. Ob die Augen offen oder geschlossen gehalten werden, ob die Aufnahme zu Beginn oder am Ende des Versuchs stattfindet, ergibt für Frequenz und Amplitude dieser feinen Erzitterungen keinen Unterschied.

Beim Überkreuzen des rechten Beines über das linke werden vom Kopf Bahnen beschrieben, die einem Kreis sehr nahe kommen. Es ergibt sich dies aus der Tatsache, daß die Frequenz der Schwankungen in den beiden Richtungen links—rechts und vorn—hinten nahezu gleich ist, weiter aus der Tatsache, daß die Amplitude dieser groben Schwankungen annähernd dieselbe ist. Aus dem Phasenunterschied von $\frac{1}{4}$ Wellenlänge, wenn man die beiden Kurvenzüge übereinander lagert, geht es hervor, daß der Scheitel des Kopfes in diesem Falle eine Kreisbewegung im Sinne des Uhrzeigers durchführt. Die Ausschläge in der Richtung links—rechts setzten früher ein als in der Richtung vorn—hinten. Daß diese Kreisbewegung nicht selten eine Unterbrechung erfährt und einem einfachen Hin- und Herschwanken Platz macht, ist nicht weiter überraschend. Sowie diese Schwankungen ein gewisses Maß überschreiten, kommt es sofort zu Gegenregulationen.

b) Überkreuzen des linken Beines über das rechte

Diese Fußstellung stellt wieder gewissermaßen ein Spiegelbild zu derjenigen dar, welche unter a) beschrieben wurde. Soweit grobe Schwankungen des Körpers in Frage kommen, sind sämtliche Werte in Tabelle 7 eingetragen (s. auch Abb. 11 a, b). Die Frequenz der Schwankungen in Richtung links—rechts entspricht weitgehend derjenigen, die in der Richtung vorn—hinten festgestellt wurde. Mit zunehmender Dauer des Versuchs nimmt die Frequenz erheblich zu. Bei Ausschluß der Augen ist dieser Unterschied größer als bei offenen Augen.

Tabelle 7

Linker Fuß über den rechten geschlagen.

Die groben Ausschläge des Körpers in der Richtung links—rechts (l—r) sowie vorn—hinten (v—h) bei offenen bzw. geschlossenen Augen. Die Zahlen bedeuten cm. Unter I ist die Versuchsserie (VS.) unmittelbar mit Beginn des Versuches angegeben, unter II 2 Minuten später. Es bedeuten: Vp. die Versuchsperson, f die Frequenz der Schwankungen je Minute, A_m die mittlere Amplitude der Schwankungen in cm, α die Abweichung von der Grundlinie (in $^\circ$).

		Augen offen						Augen geschlossen					
		l - r			v - h			l - r			v - h		
VS.	Vp. f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f	A_m	α	f
I	1	34	$\pm 1,9$	0°	30	$\pm 1,5$	$-1^\circ 10'$	42	$\pm 2,4$	$+0^\circ 45'$	50	$\pm 2,3$	$+4^\circ 35'$
	3	30	$\pm 1,6$	$-1^\circ 45'$	32	$\pm 2,2$	0°	62	$\pm 1,4$	$+3^\circ$	66	$\pm 1,8$	$+5^\circ 10'$
II	1	42	$\pm 2,5$	0°	42	$\pm 1,7$	0°	66	$\pm 2,6$	$+0^\circ 25'$	66	$\pm 2,3$	$+3^\circ 25'$
	3	32	$\pm 1,6$	$+2^\circ 20'$	36	$\pm 2,5$	$-3^\circ 25'$	54	$\pm 1,9$	$-4^\circ 10'$	56	$\pm 2,4$	$+2^\circ 40'$

1. **Augen offen.** Die Frequenz der groben Schwankungen in Richtung links—rechts schwankt zu Anfang des Versuchs zwischen 30 und 54; sie erhöht sich auf 32 bis 72, wenn der Versuch durch 2 Minuten anhält. Die mittlere Amplitude der Schwankungen A_m schwankte zu Beginn des Versuches zwischen $\pm 0,1$ und $\pm 1,9$ cm; sie nahm im allgemeinen etwas zu, wenn der Versuch eine Zeitlang durchgeführt wurde. Die mittleren Abweichungen von der Null-Linie waren anfänglich nicht sehr groß; der höchste Wert betrug etwa -2° , er steigerte sich bis auf $-4^\circ 35'$ Minuten.

Die groben Schwankungen in Richtung vorn—hinten wiesen anfänglich eine Frequenz zwischen 30 und 56 auf. Diese Frequenz erhöht sich bei längerem Einhalten der vorgeschriebenen Fußstellung auf zwischen 36 und 66 je Minute. Die mittlere Amplitude betrug zu Anfang des Versuchs $\pm 0,7$ bis $\pm 2,2$ cm, sie erhöhte sich am allgemeinen nach längerer Einnahme der genannten Fußstellung. Die mittleren Abweichungen von der Null-Linie waren sehr gering. Vor allem fällt es auf, daß die Frequenz der Schwankungen in beiden Richtungen annähernd untereinander übereinstimmte und daß die mittleren Amplituden nicht sehr voneinander abwichen.

2. **Augen geschlossen.** In der Richtung links—rechts schwankte die Frequenz zwischen 36 und 72, am Ende des Versuchs zwischen 30 und 78 je Minute. Das Zuhalten der Augen bedeutet also im allgemeinen eine Steigerung der Frequenz der groben Schwankungen. Dasselbe gilt auch für die mittleren Amplituden, die etwas größer sind als bei offenen Augen sowohl zu Beginn als auch am Ende des Versuchs. Analoges gilt für die Richtung vorn—hinten. Frequenzen und Amplituden stimmen in den beiden Richtungen untereinander recht gut überein. Die Abweichungen von der Null-Lage sind nicht ganz zu vernachlässigen; sie erreichten oft einen Wert von $+5^\circ$.

Neben den groben Schwankungen sind in den Kurvenzügen auch feine Erzitterungen festzustellen gewesen in einer Frequenz von bis zu 200 je

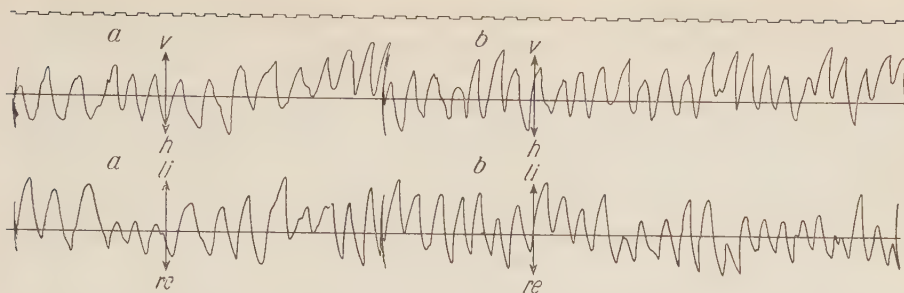


Abb. 11. Linker Fuß über den rechten geschlagen, Augen geschlossen. Vp. 1, oberer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge vorn—hinten (v, h); unterer Teil der Kurve: Registrierung der Ausschläge links gegenüber rechts (li, re), a) zu Beginn des Versuches, b) 2 Minuten später, Registrierung der Zeit $\square\square = \frac{1}{10}$ sec.

Minute. Ihre Amplitude war sehr gering und bewegte sich im allgemeinen um $\pm 0,1$ cm. Aus den Versuchsergebnissen kann man den Schluß ziehen, daß auch in diesem Falle vom Scheitel des Kopfes Kreisbewegungen durchgeführt werden, jetzt aber im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers. Die Ausschläge in der Richtung links—rechts setzten später ein als in der Richtung vorn—hinten.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, wieso es nach Verschränkung der Beine zu diesen merkwürdigen Bewegungen des Scheitels des Kopfes kommt, die sich annähernd in einer Kreisbahn abspielen. Vor allem ist es hervorzuheben, daß die Richtung dieser Kreisbewegungen von der Anordnung der Beine abhängt. Sie erfolgen nämlich im Sinne des Uhrzeigers, wenn man das rechte über das linke Bein überkreuzt, und sie finden im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers statt, wenn ein Überkreuzen des linken Beines über das rechte zustandekommt. Offenbar erfährt der Körper im ersten Falle eine Art von Drall nach links, der auch dann in ausgeprägter Form auftritt, wenn der Kopf bei diesem Geschehen nicht etwa mitgerissen wird, sondern in der ursprünglichen Normallage verbleibt. Das spiegelbildliche Verhalten ist gegeben, wenn das linke Bein über das rechte geschlagen wird. In diesem Falle bekommt der Körper einen Drall nach rechts.

Wenn dieser Drall allein den Ausschlag geben würde, so wäre es zu erwarten, daß im ersten Falle eine Kreisbewegung des Körpers und des Kopfes im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers zustandekommt und im zweiten eine solche im Sinne des Uhrzeigers. In Wirklichkeit ist aber gerade das Gegenteil der Fall. Offenbar gibt der Drall zu Gegenregulationen Anlaß, so daß Muskelgruppen einzugreifen beginnen, die eine Auswirkung der vermuteten Art verhindern. Beim Linksdrall wäre nämlich die Gefahr eines Überkippens des Körpers nach links, beim Rechtsdrall eine solche nach rechts zu befürchten; diesem Geschehen wird entgegen gearbeitet. Zweckmäßig erweist sich dann nur der Vorgang, wie er tatsächlich zu verzeichnen ist: Der Drall nach links führt zu Kreisbewegungen des Kopfes und des Körpers im Sinne des Uhrzeigers, der Drall nach

rechts zu Kreisbewegungen des Körpers und des Kopfes im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers. Dadurch wird die Gefahr eines Überkippens weitgehend gebannt. Dem „Zug“ in der einen Richtung wird sozusagen ein „Zug“ in der anderen entgegengesetzt. Da in beiden Fällen Drehungen in Frage kommen, so heben sich diese durch das Eingreifen antagonistischer Muskelgruppen im gewissen Sinne auf, sonst würden sie sich summieren und das ungünstige Geschehen, nämlich ein Überkippen, begünstigen.

Zusammenfassung

Es wird eine neue Versuchsanordnung betrieben, die es gestattet, die Schwankungen des Kopfes und Körpers beim Stehen aufzunehmen und zwar in zwei zueinander senkrechten Richtungen links-rechts bzw. vorn-hinten. Bei verschiedener Art der Stellung der Beine wurden die entsprechenden Kurvenzüge aufgenommen. Durch Übereinanderpausen dieser Kurven ist man in der Lage, über Art und Größe dieser Schwankungen Aufschluß zu geben. Untersucht werden die Körperschwankungen bei folgender Stellung der Füße:

1. der Grundhaltung, wobei die Hacken aneinanderstoßen und die Füße miteinander einen nach vorn offenen Winkel von 90° einschließen;
2. beim *Romberg'schen* Versuch, das ist bei aneinandergestellten, parallelgelagerten Füßen;
3. bei der *Landsknechtstellung*. Die Füße stehen parallel, aber voneinander entfernt;
4. bei Vorstellen des einen Fußes vor den anderen, wobei sich die Spitze des einen Fußes mit dem Hacken des anderen berührt. Dabei kann das rechte Bein vor das linke, oder das linke Bein vor das rechte gestellt werden;
5. beim Überkreuzen der Beine übereinander. Dabei kann das rechte Bein über das linke oder aber auch das linke Bein über das rechte geschlagen werden.

Entsprechende Kurvenzüge in der Richtung links-rechts bzw. vorn-hinten wurden aufgenommen und die Frequenz der groben Schwankungen mit deren mittlerer Amplitude bestimmt, dazu auch noch eine allfällige Abweichung von der Null-Lage.

In *Grundhaltung* werden vom Scheitel des Kopfes Drehbewegungen beschrieben. Die Frequenz der Schwankungen in den beiden aufeinander senkrecht stehenden Richtungen ist gleich. Da auch die mittleren Amplituden nicht sehr stark voneinander abweichen, so kann man davon sprechen, daß sich die Form der Drehbewegungen der Kreisbahn nähert. Beim *Romberg'schen* Versuch werden vom Scheitel des Kopfes richtige Ellipsen beschrieben, deren längere Achse senkrecht auf der Sagittalebene des Kopfes steht. Dies besagt, daß vorzugsweise Schwankungen in der Richtung links-rechts zu verzeichnen sind. In diesem Falle ist in der genannten Richtung ein Überkippen des Körpers verhältnismäßig leicht möglich. Bei der *Landsknechtsstellung* der Beine fällt die längere Achse der Ellipse in die Medianebene des Kopfes. Daraus geht hervor, daß jetzt vom Scheitel des Kopfes hauptsächlich Bewegungen in der Richtung vorn-hinten beschrieben werden. Ein Überkippen des Körpers kann vorzugsweise in der Richtung vorn-hinten erfolgen, sehr viel schwieriger in der Richtung links-rechts. Beim Vorstellen des einen Beines vor das andere kommt es vorzugsweise zu Schwankungen des Körpers in der Richtung links-rechts. Diese Schwankungen weisen eine nicht unbeträchtliche Frequenz und Amplitude auf. Beide sind sehr viel höher als in der sogenannten Grundhaltung. Die Schwankungen in der Richtung vorn-hinten stellen in diesem Falle feine Erzitterungen geringer Amplitude dar. Es macht keinen Unterschied aus, ob das rechte Bein vor das linke gestellt wird oder umgekehrt das

linke vor das rechte. In beiden Fällen beschreibt der Scheitel des Kopfes eine Art von Sägelinie, im ersten Falle vorzugsweise in der Richtung links-rechts, im zweiten in der Richtung rechts-links.

Beim Überkreuzen der Beine ist die Frequenz der groben Schwankungen in den beiden senkrecht aufeinander stehenden Richtungen nahezu gleich. Auch die Amplituden dieser Schwingungen weichen nicht sehr strak voneinander ab. Es werden also vom Scheitel des Kopfes Kreisbahnen zurückgelegt. Natürlich handelt es sich nicht um Kreisbahnen im strengen Sinne des Wortes. Es kommen vielmehr Ellipsen in Frage; doch sind die Unterschiede in der Länge der beiden senkrecht aufeinander stehenden Achsen dieser Ellipsen sehr gering. Wird das rechte Bein über das linke überkreuzt, so erfolgen die Drehbewegungen vorzugsweise im Sinne des Uhrzeigers. Überkreuzt man umgekehrt das linke Bein über das rechte, so erfolgen sie vorzugsweise im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers. Dieses Geschehen hängt offenbar in engster Weise mit dem „Drall“ zusammen, den der Körper beim Überkreuzen des einen Beines über das andere erfährt. Es handelt sich hier um den Ausdruck von Gegenregulationen, die ständig eingreifen, damit der Körper unter den erschwerten Bedingungen des Stehens nicht zu Fall kommt.

Bei diesen Vorgängen sind recht ausgeprägte, individuell bedingte Schwankungen zu verzeichnen. Man kann dabei zwei Typen von Menschen unterscheiden: einen Typus, bei dem die Schwankungen in geringer Frequenz und hoher Amplitude vor sich gehen und einen solchen, bei dem die Schwankungen in hoher Frequenz mit geringer Amplitude erfolgen.

In den Kurvenzügen waren neben den groben Schwankungen auch stets noch feine Erzitterungen festzustellen in einer Frequenz von etwa 4 je Sekunde und einer Amplitude von $\pm 0,1$ cm.

Summary

The swayings of the body which have been found when both feet stand in a different position to each other have been investigated (heels stand close together, tip-toes and heels build a right angle; tip-toes and heels stand close together as in Romberg's test; feet stand parallel and legs are straddled; one foot stands before the other and the heel of one foot touches the tip-toe of the other foot; feet stand parallel and the legs are crossed). The motions of the top of the head have been registered in two directions vertical to each other by means of a new developed device and the frequency and the amplitude of the motions have been measured.

Résumé

On enregistre les oscillations du corps dans les différentes positions des pieds dans la station debout (position normale, position de Romberg, une jambe devant l'autre, pieds parallèles écartés, jambes croisées). Les mouvements du sommet du crâne sont enregistrés à l'aide d'un nouvel appareil dans deux directions perpendiculaires et leur amplitude et leurs fréquences sont aussi enregistrées.

Schrifttum

1 Romberg, M. H., Lehrbuch der Nervenkrankheiten des Menschen; II, 184, Berlin 1851 — 2 Diese Art des Standes wird nach Mach bezeichnet. Es ist mir aber leider bisher nicht gelungen herauszufinden, in welcher Schrift Mach über diesen seinen Versuch berichtet hat — 3 Vierordt, K., Grundriß der Physiologie des Menschen; 4. Aufl., 444, Tübingen 1871 (betr. die natürliche Stehweise) sowie S. 442 (betr. die Methode von Vierordt) — 4 Leitenstorfer, Dr., Das militärische Training auf physiologischer und praktischer Grundlage; Stuttgart 1897 —

5 Liebert, H., Arbeitsphysiologie **11** (1940): 151 — 6 Schildbach, F., Arbeitsphysiologie **11** (1940): 158 — 7 Grandjean, E., Fonctions nerveuses à l'altitude; Helv. physiol. pharmacol. acta **6** (1948): 489 — 8 Die Versuche wurden von den Herren J. Appel u. M. Schlegel sehr sorgfältig durchgeführt; sie haben darüber in Inaugural-Dissertationen berichtet und zwar: Appel, J., Über die Standfestigkeit; Med. Inaug. Diss. Berlin 1953; Schlegel, M., Die Körperschwankungen bei einer von der Norm abweichenden Fußstellung; Med. Inaug. Diss. Berlin 1954 — 9 Rohrer, H., Neue Untersuchungen über biologische Mikroschwingungen; Anzeig. d. phil. hist. Kl. d. Österr. Akad. d. Wissenschaften 1954; Nr. 17. Rohrer beschreibt Schwingungen, die man auf elektrischem Wege nachweisen kann und die von allen Körperstellen abzuleiten sind, beim Menschen sowie beim Tier. Bei Menschen in einer Frequenz von 6—12 Hz und einer Amplitude von 1—5 Mikren. Diese sind natürlich sehr viel feiner als diejenigen, die ich nachgewiesen habe.

*Aus dem Physiologischen Institut der Martin-Luther-Universität
Halle/Saale*

(Direktor: Prof. Dr. B. Lueken)

Über den Einfluß elektrischer Hypothalamusreizungen auf den Retikulozytenwert des Kaninchens

Von Paul-Gerhard Linke

mit 10 Abbildungen

Eingegangen am 12. August 1957

In einer Reihe von Arbeiten (Linke 1953; 1955 a, b) war nachgewiesen worden, daß elektrische Reizung der großen Stämme des vegetativen Nervensystems beim Kaninchen und beim Hund zu einer erheblichen Steigerung der Retikulozytenzahl im strömenden Blut führen kann. Derartige Retikulozytosen ließen sich vornehmlich durch Reizung von zum Sympathicus gehörenden Nervenstämmen wie dem N. splanchnicus, dem Grenzstrang, dem paraaortalen Geflecht usf. auslösen, und es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß zur Entstehung des Reizeffektes eine nervöse Verbindung zwischen der Reizstelle und funktionstüchtigen roten Knochenmarksgebieten notwendig ist.

In der weiteren Verfolgung dieser Befunde, die auf eine Regulation der Retikulozytenzahl durch das vegetative Nervensystem hindeuten können, sollte nach den zugehörigen Zentralapparaten gesucht werden. Eine Reihe von klinischen Beobachtungen über Polyglobulien, Retikulozytosen oder Normoblastenausschwemmungen bei Hydrocephalus internus, Tumoren der Gegend des III. Ventrikels, traumatischen Schädigungen oder Folgezustände therapeutischer oder diagnostischer Eingriffe in diesem Gebiet (Schulhof u. Mathies 1927; Hoff 1928; Günther 1929; Garein 1932; Guillain 1932; Münzer 1932; Salus 1933, 1934; Baena 1934; Da Rin 1934; Jamin 1934; Ginsberger u. Heilmeyer 1932, 1937; Lhermitte 1934; Denecke 1935, 1936; Dockhorn 1936; Kraus 1936; Lübbers 1947) sowie einige wenige vergleichbare experimentelle Befunde (Schulhof u. Mathies 1927; Sakurai 1933; Da Rin u. Costa 1934; Gottsegen 1937; Hayashida 1938; Beer (1942); Wespi 1944; Benetato 1945; Rosenow, Zusammenfassung 1951) legten es nahe, zunächst mit einer systematischen Durchsuchung des Hypothalamusgebiets und seiner unmittelbaren Nachbarschaft zu beginnen. Über elektrische Reizungen dieses Hirnabschnittes beim Kaninchen und ihren Einfluß auf die Retikulozytenzahl des strömenden Blutes soll daher im Folgenden berichtet werden.

Methodik

Es erwies sich als notwendig, die Versuche an einem möglichst homogenen Tiermaterial anzustellen, um die Streubreite der Retikulozytenwerte zu vermindern und die Reizelektroden mit Hilfe eines stereotaktischen Geräts mit größerer Sicherheit an die gewünschten Hirnstellen bringen zu können. Es wurden deswegen vorwiegend Nachkommen gleicher Stammeltern (Schwarzlohrrasse), in einzelnen Versuchsserien sogar Tiere des gleichen Wurfs, ausgewählt. Das Alter der Kaninchen betrug 6—8 Monate bei einem Gewicht von 1500 ± 200 g. In diesem Alter ist das Knochenmark nach unseren Erfahrungen gut reaktionsfähig, andererseits sind die Tiere für die Operation schon genügend groß und widerstandsfähig. Es wurden ausschließlich männliche Tiere genommen. Für die Freilegung der V. femoralis zur Blutentnahme und die Präparation der Elektrodeneinstichstelle erhielten die Tiere zusätzlich zu der leichten Urethannarkose (0,6—0,8 g/kg) örtliche Novocaininjektionen. Die Elektroden wurden durch möglichst kleine Trepanationsöffnungen (0,6 mm Durchmesser) eingeführt. Während dieser Operation konnte durch strikte Vermeidung von Blutungen und sorgfältige Schonung der Dura jede größere Hirndruckschwankung vermieden werden. In Kontrollblutbildern von Leerversuchen ohne elektrische Reizung wurden dementsprechend bei diesen Operationen und in ihrem Gefolge nie Veränderungen der Retikulozytenzahl festgestellt.

Die Reizelektroden wurden mit einem stereotaktischen Gerät eingeführt, für dessen Konstruktion ein von Rosenberg (1949) angegebenes Modell als Vorlage diente. Die Elektrodenlage konnte in allen 3 Ebenen des Raumes durch Noniusablesung an den Feintrieben bis auf 0,05 mm genau festgelegt und der Elektrodenabstand durch Zusatzeinrichtungen zwischen 0,5 und 6 mm kontinuierlich geändert werden. Zum Ansetzen des stereotaktischen Geräts wurde der Kopf stets durch einen Spezialkopfhalter an Nasenrücken, Schneidezähnen und bestimmten Schläfenbeinpunkten in genau gleicher Weise fixiert. Die Trepanationsöffnungen und Einstichstellen wurden an dem Kreuzungspunkt der Coronar- und Sagittalnaht als 0-Stelle eines Koordinatensystems orientiert. Von da aus wurde bei der Wahl der Einstichstellen in der Schädellängsachse in Schritten von je 1 mm bis zu 6 mm vor und 10 mm hinter der Coronarnaht und nach lateral bis zu 6 mm nach jeder Seite vorgegangen. Die Richtung der Stichkanäle vom Schädeldach zur Schädelbasis lag stets in oder parallel zu einer Schnittebene, die von der Nullstelle zum Infundibulum führte. Die Einstichtiefe wurde zwischen 5—6 mm und etwa 15 mm unterhalb der Dura in Schritten von 1—2 mm variiert.

Die Stahlelektroden nach der Vorschrift von W. R. Hess 1932, 1951, 1954 waren bis auf den Spitzenbezirk isoliert und hatten einen Durchmesser von 0,1—0,15 mm und einen gegenseitigen Abstand von 1 mm. Sie waren für die bipolare Reizung entweder in Schädellängsrichtung oder quer angeordnet. An gleichen Reizstellen führten beide Arten der Elektrodenanordnung zu den gleichen Effekten. Es wurde stets unilateral gereizt, um die Schwierigkeiten einer genau gleichen Elektrodeneinführung in beide Hirnhälften bei der bilateral-symmetrischen Reizung zu vermeiden. Der Einstich der Elektroden in wirksame Abschnitte des Hypothalamus oder des Mittelhirns ohne nachfolgende elektrische Reizung hatte keine Veränderung des roten Blutbildes zur Folge. Ebenso fehlten größere Leukozytenverschiebungen oder Schwankungen des Blutdrucks. Eine stärkere Veränderung des vegetativ-nervösen Gleichgewichts der Versuchstiere infolge mechanischer Reizung oder Läsion bei der Elektroden-einführung kann demnach ausgeschlossen werden.

Die elektrische Reizung erfolgte mit rhythmischen Rechteckstromstößen (Impulsdauer 15 msek.). Als Reizfrequenz wählten wir 10/Sek., da sich bei der Auslösung anderer vegetativer Effekte der Frequenzbereich zwischen 4—12/Sek. als am geeignetsten erwiesen hat. (W. R. Hess, 1947, 1954). Bei Reizungen mit Frequenz 3/Sek. und normaler Reizstärke konnte in Kontrollversuchen an Orten, die bei nachfolgender Reizung mit Frequenz 10/Sek. gute Ergebnisse zeigten, kein

Effekt erzielt werden. Die Reizstärken lagen zwischen 1—3 Volt (an der Elektrode gemessen) und schlossen bei dieser Spannung das Auftreten von Stromschleifen aus. (W. R. Hess 1932, 1940; Wyss 1943, 1945). Die Reizungen erfolgten in Serien von je 40 Sek. Dauer und 20 Sek. Pause bei wechselnder Polung der Stromrichtung, 20 Serien bildeten eine Reizperiode.

Das für die Zählung der Retikulozyten (R), der Erythrozyten, Leukozyten und die Bestimmung des Differentialblutbildes benötigte Blut wurde durch Punction aus dem oberen Drittel der freigelegten V. femoralis gewonnen. Für die Färbung, die Zählmethode und den methodischen Fehler sowie die Signifikanz der Effekte gelten die früher gemachten Angaben (Linke 1953, 1955 a). Während der Reizung wurde das Blut in Abständen von jeweils 5 Min. entnommen; weitere Zählungen erfolgten nach Reizende im Abstand von 10 bzw. 20 Min.

Am Ende jedes Versuches markierten wir die Reizpunkte durch Elektrokoagulation nach der Vorschrift von Wyss (1945). Die histologische Kontrolle erfolgte an Paraffinserienschnitten von je 10 μ , jeder 10. Schnitt wurde mit einer modifizierten Nisslfärbung (Pischinger 1940) gefärbt. Aus diesen Schnittserien konnte stets eine gute Übersicht über die Kerngebiete des Hypothalamus und seiner Nachbarschaft gewonnen werden. Im ganzen wurde die genaue Lage von 581 Reizpunkten bei 101 Versuchstieren bestimmt.

Befunde

1. Allgemeine Charakterisierung der Reizeffekte.

Während einer Reizung konnten je nach der Lage des Reizortes ganz verschiedene Effektabläufe beobachtet werden. Abb. 1 bringt ein typisches Beispiel dafür. Während des 9 Std. dauernden Versuchs wurden in diesem Fall 7 verschiedene Reizorte geprüft, meist konnten jedoch im gleichen Zeitraum nur 4—5 Reizungen durchgeführt werden. In unserem Beispiel war bei einer Einstichtiefe von 5 mm an einem Reizpunkt, der 2 mm vor der Coronarnaht und 2 mm rechts von der Mittellinie lag, keine Retikulozytenschwankung im peripheren Blut nachzuweisen. Eine zweite Reizung in 7 mm Tiefe führte dagegen zu einem signifikanten Anstieg der R-Zahl, die während der Reizung von Entnahme zu Entnahme zunahm, um dann innerhalb von 60 Min. nach Reizende wieder auf den Ausgangswert abzufallen. Bei weiterem Verschieben der Elektroden auf 9 mm Tiefe konnte eine noch stärkere Retikulozytose ausgelöst werden. Auch hier wird nach einem zügigen Abfall innerhalb von 80 Min. die Ausgangslage wieder erreicht. Eine vierte Reizung in 11 mm Tiefe hatte keinen Effekt zur Folge, die R-Werte bewegen sich im Bereich des methodischen Fehlers, eine schwache Senkung scheint sich anzudeuten. Eine fünfte Reizung in 12 mm Tiefe brachte ein ganz neues Bild der Retikulozytenbewegung zum Vorschein. Schon während der Reizung trat ein schneller Abfall der R-Werte auf, der mit Beendigung der Reizperiode den tiefsten Punkt erreichte und 40 Min. später wurden wieder Normalwerte gefunden. Weitere Reizungen in 13 und 14 mm Tiefe riefen diphasische, dynamische Schwankungen der R-Werte hervor. Während der Reizung wird bei dieser Effektart der Normalwert meist zunächst über- und später unterschritten und der Vergleich mit der Streubreite zeigt, daß diese Abweichungen signifikant sind. Nach Ende der Reizperioden sind die R-Zahlen bald wieder normal. Es sei besonders darauf hingewiesen, daß der Retikulozytenruhowert wie in unserem Beispiel trotz

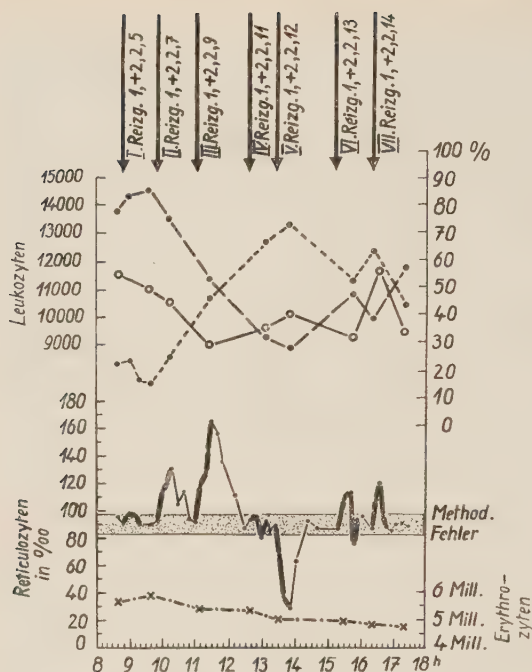


Abb. 1. Typischer Versuchsverlauf bei Reizungen mit verschiedener Tiefeneinstellung der Elektroden an einem Reizort 2 mm vor der Coronarnäht und 2 mm rechts neben der Mittellinie (Versuch 386, 24. 8. 54, ♂, Gew. 1,4 kg). Bereich des methodischen Fehlers der Retikulozytenbestimmung: [.....]; Retikulozytenwerte während der Reizperiode: — o; Gesamtleukozyten: — o; Lymphozyten: - - -; neutrophile Granulozyten - - - -; Erythrozyten: - . - x.

der langen Versuchsdauer und der erheblichen Ausschlagsgrößen der Reizeffekte in fast allen Versuchen so gut wie völlig konstant blieb.

Auf der in Abb. 1 mit eingetragenen Verlaufskurve der Erythrozytenwerte sind keine größeren Schwankungen synchron mit den Reizperioden zu sehen. Es kommt nur zu einer leichten Abnahme der Erythrozytenzahl, vermutlich als Folge der durch die häufigen Entnahmen verursachten Blutverluste. Auch an den Leukozytenwerten sind keine größeren Veränderungen, die auf die Reizungen bezogen werden könnten, zu bemerken. Die dargestellten Verschiebungen des Differentialblutbildes sind wegen ihres zeitlichen Verlaufs als Folgen des operativen Eingriffs aufzufassen.

Von den wirksamen Reizstellen des untersuchten Hirngebietes aus konnten demnach 3 verschiedene Effekttypen hervorgerufen werden. Typ 1: Ein kurzfristiger R-Anstieg, der fast unmittelbar nach Reizbeginn einsetzt und 60-80 Min. nach Ende der Reizperiode abgeklungen ist. Typ 2: Ein Abfall der R-Werte mit demselben Zeitverlauf und spiegelbildlicher Ausschlagsrichtung und schließlich Typ 3: Dynamische Veränderungen der R-Werte in Form eines raschen Wechsels zwischen R-Anstieg und R-Abfall, bei denen die Schwankungen der R-Zahl nur während der Reizperiode auftreten und gewöhnlich auf einen vorausgehenden R-Anstieg eine R-Ver minderung folgt. An bestimmten Stellen genügte eine Elektrodenverschiebung von 0,5 mm, um statt eines Effektes vom Typ 1 eine Reaktion des 2. oder 3. Typs zu erhalten. Während der R-Anstieg in der Verlaufsform weitgehend den Sofortreaktionen ähnelte, die Linke (1953, 1955 a, b) bei Reizung peripherer vegetativer Nervenstämmen beobachtet hat, stellen

die R-Abnahmen und die diphasischen, dynamischen Veränderungen neue Reaktionsformen des erythropoetischen Systems auf vegetative Impulse dar, die bei peripherer Reizung nie auftraten. Langfristige Reaktionen, wie sie Linke (1953) bei Splanchnicusreizung erhielt, wurden bei zentraler Reizung vermißt. Die Effektgrößen der beobachteten Veränderungen der Retikulozytenzahl lagen bei den Effekten des Typs 1 zwischen 150—450 % der Ausgangslage. Bei den Abfalleffekten (Typ 2) sahen wir Verminderungen der R-Zahl auf 60 bis 20 % der Ausgangswerte und bei den dynamischen Effekten erreichten die biphasischen R-Veränderungen 50 bzw. 200 %. An den 581 geprüften Reizorten konnten bei 425 Reizungen Retikulozytenbewegungen gemessen werden und zwar in 216 Fällen Anstiegseffekte und 138 mal R-Abfälle. 71 Reizorte ergaben biphasische Reaktion und 156 Reizungen waren von keiner signifikanten Veränderung der R-Zahl im peripheren Blut gefolgt.

2. Topographische Verteilung der Reizorte.

Die aus der histologischen Auswertung ermittelte topographische Verteilung der wirksamen und unwirksamen Reizorte wurde auf den Abb. 2—10 in Halbschemata des Kaninchengehirns eingezeichnet. Die Abbildungen wurden nach eigenen histologischen Schnitten in Anlehnung an topographische Bilder einer Arbeit von Saywer u. Mitarb. (1953) hergestellt. Die von M. W. Young (1936) angegebenen Details konnten bei Färbungen nach der Nissl-Methode nicht in allen Fällen bestätigt werden. In der Einteilung und Benennung der verschiedenen Areae und Kerngebiete folgten wir den Vorschlägen von Le Gros Clark, W. E. (1938); M. Rose (1935); J. E. Rose u. Woolsey (1943, 1949) sowie Walker (1938). Auf den Querschnittsbildern sind die in der jeweiligen Schnittebene getroffenen Hauptkerngebiete markiert und auf der linken Hälfte der Zeichnung, die keine Reizpunkte enthält, mit ihren Abkürzungen näher gekennzeichnet. An wirksamen Reizorten ist das Symbol der beobachteten Effektart eingetragen (\wedge = Typ 1; \vee = Typ 2; \frown = Typ 3). Unwirksame Punkte werden durch das Symbol O charakterisiert. Zahlen in den Symbolen bedeuten das Vorliegen einer entsprechenden Anzahl gleicher Beobachtungen bei verschiedenen Tieren an praktisch gleichen Reizorten.

Abb. 2 soll zunächst eine Übersicht über die Verteilung der Reizorte im Sagittalschnitt, 1 mm neben der Medianebene, geben. Die eingezeichneten Maßstäbe vermitteln eine Vorstellung der Größenverhältnisse und erlauben zugleich eine Ablesung der Lage der Reizpunkte an den Koordinaten. Der senkrechte Maßstab gibt die Tiefe von der Cortexoberfläche aus in mm an, der waagrechte Maßstab die Entfernungen in rostraler (A) bzw. kaudaler (P) Richtung von der gewählten O-Ebene aus.

Alle Reizorte, an denen im Hypothalamus ein R-Anstieg (Typ 1) ausgelöst werden konnte, sind auf einen Bezirk von etwa 2×3 mm Ausdehnung vorwiegend oberhalb und hinter der A. supraopt. konzentriert. Die Einstichtiefe der Elektroden lag dabei 11—13 mm unter der Cortex. Innerhalb dieses Gebietes riefen in der dargestellten Sattigalebene insgesamt 28 Reizungen gleichartige Effekte hervor. Abnahme der Retikulo-

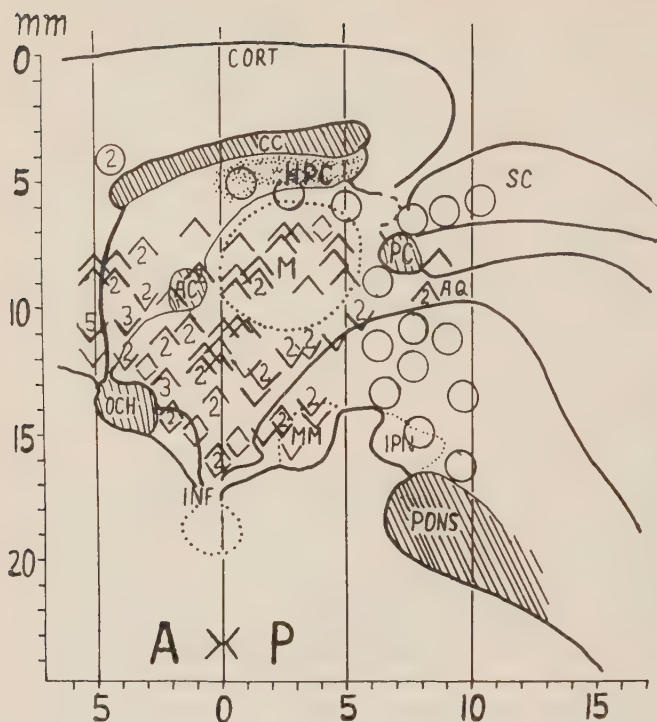


Abb. 2. Sagittalschnitt durch ein Kaninchengehirn direkt neben der Medianebene. Ordinate und Abszisse: Maßstab in Millimetern. Reizort mit Retikulozytenvermehrung vom Typ 1: Δ ; Reizort mit Retikulozytenabfall Typ 2: ∇ ; Reizort mit dynamischer Retikulozytenbewegung Typ 3: \diamond ; Reizorte ohne nachweisbare Veränderung der Retikulozytenzahl: O. Zahlen in den Reizeffektssymbolen geben die Anzahl der am gleichen Ort ausgelösten Effekte an. Verzeichnis der Abkürzungen am Ende der Arbeit. (S. 128 f.)

zytenzahl im peripheren Blut während und nach der Reizung (Typ 2) sahen wir bei Reizungen im vorderen Anteil der A. praeopt. Die Elektrodenspitzen lagen 10–12 mm unter der Hirnoberfläche. Weitere Abfalleffekte fanden wir bei Reizungen im Gebiet des hinteren Hypothalamus oberhalb der Mamillarkörper. Insgesamt wurden in der beschriebenen Sagittalebene 29 derartige Reizeffekte beobachtet. Diphasische, dynamische Retikulozytenbewegungen (Typ 3) wurden bei 15–17 mm Tiefe unmittelbar über dem Infundibulum ausgelöst. Reizorte, die mehr als 7 mm kaudal der O-Ebene lagen, ergaben keinerlei Effekte, so daß eine Abgrenzung des wirksamen Gebietes nach hinten in der betrachteten Sagittalebene offenbar gelungen ist. Außerhalb des Hypothalamus konnte der Effekt Typ 1 auch noch von zahlreichen Reizpunkten medial des Fornix und in den mittleren dorsalen Thalamus-Kerngebieten hervorgerufen werden, sowie vereinzelt aus dem rostralsten Teil des Mittelhirns.

Zur Darstellung der Topographie der untersuchten Reizorte in der lateralen Richtung sollen die Abb. 3–10 dienen, auf denen die Querschnittebenen von A 5 bis zu P 10, d. h. von + 5 mm rostral bis zu – 10 mm kaudal von der O-Ebene wiedergegeben wurden.

Der rostralste Querschnitt A 5, in dem wir noch Reizeffekte fanden, liegt unmittelbar vor dem eigentlichen Hypothalamus, der erst durch den folgenden Schnitt A 4 in seinem praeoptischen Teil getroffen wird. (Abb. 3.) Die Einzeichnung der Reizpunkte zeigt in diesen beiden Quer-

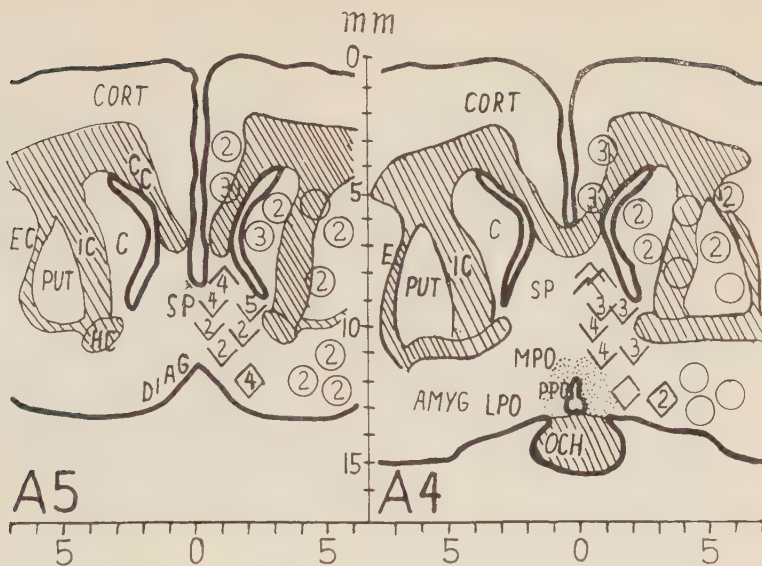


Abb. 3. Querschnittsebenen A 5 und A 4, 5 und 4 mm vor der Verbindungslinie Coronar-naht-Infundibulum = APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

schnitten erfolglose Reizungen, die im N. caudatus, im Putamen, in der Capsula interna oder im Corp. callosum, d. h. in Tiefen von 3 bis etwa 7 mm und lateralen Entfernungen von 1 bis 6 mm neben der Mittellinie liegen. 5—6 mm lateral können auch in der Tiefe von 10—12 mm zwischen Commissura anterior und Hirnbasis keine Retikulozytenbewegungen ausgelöst werden. Dieses negative Areal umschließt auf beiden Ebenen ein wirksames mediales Gebiet. R-Anstiege wurden gefunden, wenn die Reizpunkte in einer Tiefe von 7—8 mm nahe der medialen Ebene im oberen Teil des Sept. pellucidum lagen. 32 Reizungen an verschiedenen Stellen, 0—3 mm lateral und 9—11 mm tief, d. h. in der medialen und lateralen praeoptischen Region, führten zu Abfällen der R-Zahl. Einige diphasische Effekte ließen sich nahe der Hirnbasis 2—3 mm lateral, in einem zum Amygdala-System gehörigen Abschnitt, nachweisen.

Abb. 4 zeigt die Effektverteilung in den Querschnitten A 3 und A 2. Wiederum blieben Reizungen zwischen 5—10 mm Tiefe und 3—6 mm lateral im Gebiet des N. caudatus, der Capsula interna und des Putamen oder Pallidum sowie in Tiefen von mehr als 12 mm und 6 mm lateral unbeantwortet. Das Gebiet der Retikulozytosen lag ganz medial bis zu 1 mm neben der Mittellinie und in Tiefen von 8—9 (A 3) bzw. 7 u. 9—12 mm (A 2) und damit in den Septumkernen, den Col. fornic., sowie dem mittleren Teil der hinteren praeoptischen Region (A 2). Reizorte mit R-Abfall, die auf A 4 und A 5 in der medialen praeopt. Region gefunden wurden, verblieben in A 3 in diesem medialen Bereich zwischen 0—2 mm lateral und 10—13 mm Tiefe, rückten dagegen in A 2 in die laterale praeopt. Region (2—4 mm lateral, 11—13 mm tief). Diphasische Effekte mit besonders starker Schwankung der R-Zahl erhielten wir in einer

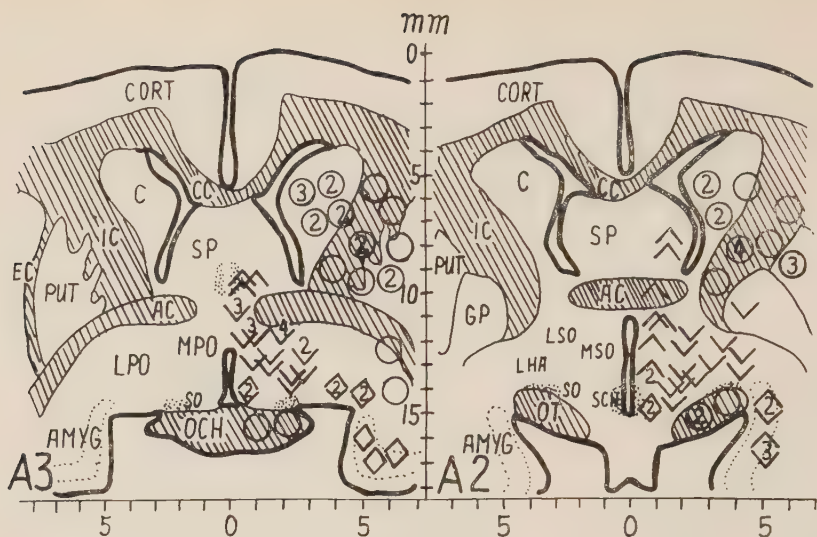


Abb. 4. Querschnittsebenen A 3 und A 2 = 3 und 2 mm vor der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

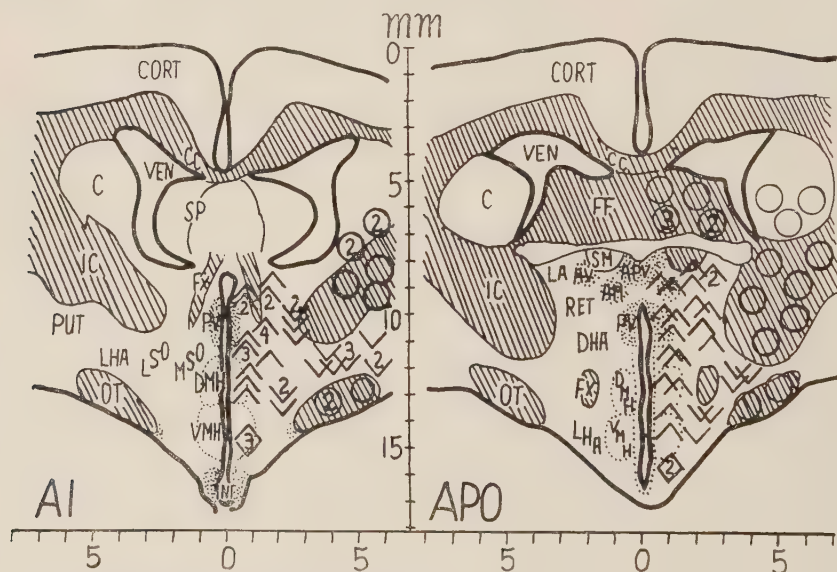


Abb. 5. Querschnittsebenen A 1 und APO = 1 und 0 mm vor der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

Tiefe von 13—15 mm direkt neben dem III. Ventrikel und bei Seitenkoordinaten von 4—6 mm, demnach medial im N. suprachiasmaticus und lateral in Kernen der Amygdalaregion.

In der Ebene A 1 und APO der Abb. 5 ist das wirksame Areal infolge der Ausdehnung des Hypothalamus nach lateral und unten bedeutend vergrößert. Es ist wiederum nach oben und lateral von einem Kranz

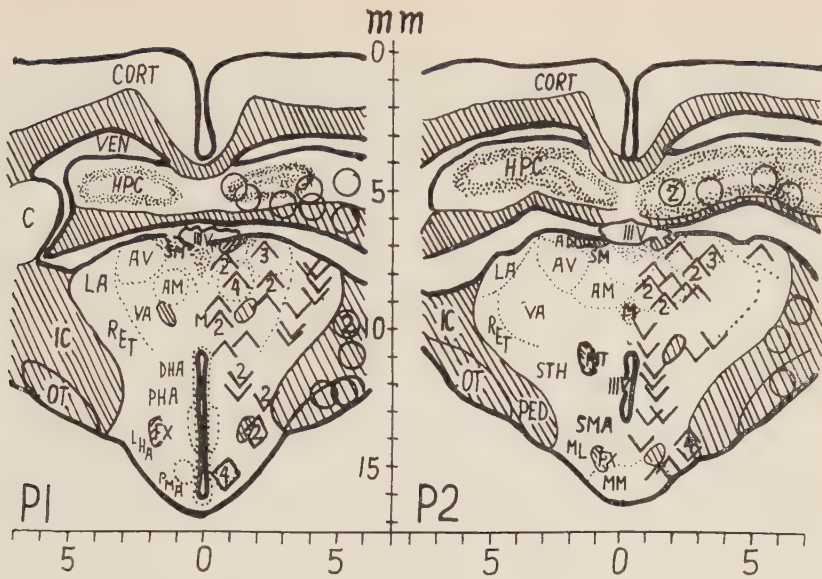


Abb. 6. Querschnittsebenen P1 und P2 = 1 und 2 mm hinter der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

unwirksamer Reizpunkte begrenzt, die hier in der Fimbria fornicis, im N. caudatus, im Putamen, der Capsula interna, sowie im Tract. opt. liegen. Im wirksamen Areal ist die mediale Lokalisation des Effekttyps 1, die mehr laterale Lage vom Typ 2 und die Auslösung der dynamischen Effekte in der Tiefe besonders deutlich. Reizungen in 8–13 mm Tiefe und 0–3 mm seitlich der Mittellinie lösten in 30 Fällen eine R-Steigerung aus. Ein Teil dieser Reizpunkte gehörte zum Gebiet des N. anteromedialis, N. paraventricularis und des N. dorsomedialis des Hypothalamus. Zwischen 3 und 6 mm lateral und Tiefen von 10–14 mm im lateralen Teil des vorderen und mittleren Hypothalamus wurden R-Abfälle hervorgerufen. Nach 5 Reizungen, die den ventralen Kern des mittleren Hypothalamus trafen, sahen wir dynamische Effekte.

Auf den Ebenen P1 und P2 der Abb. 6 werden erstmalig Kerngebiete des Thalamus und in 4–6 mm Tiefe der vordere Abschnitt des beim Kaninchen stark entwickelten Hippocampus getroffen. Sämtliche Reizungen 1–6 mm lateral in 4–7 mm Tiefe, d. h. im Hippocampus selbst und in der Fimbria fornicis, waren unwirksam. Dasselbe gilt für die mehr als 5 mm lateral in Tiefen von 10–14 mm gelegenen Reizpunkte im und oberhalb des Tract. opt.; R-Vermehrung konnte in 34 Reizungen beobachtet werden, bei denen das Gebiet 1–4 mm lateral und 7,5 bis 10–11 mm tief getroffen wurde. Dieser Abschnitt gehört hier bis auf einige Reizpunkte in der Massa intermedia dem vorderen Thalamus an. (N. ant. dorsal., N. ant. ventral., N. ant. medial. und N. dorsomedial.). Im Hypothalamus selbst wird nur noch zweimal auf Schnitt P2 bei 2 mm lateral und 15 mm Tiefe im N. mamillaris lat. ein Retikulozytenanstieg erzeugt. Die Mehrzahl der übrigen Reizorte im Hypothalamus in einem schräg von

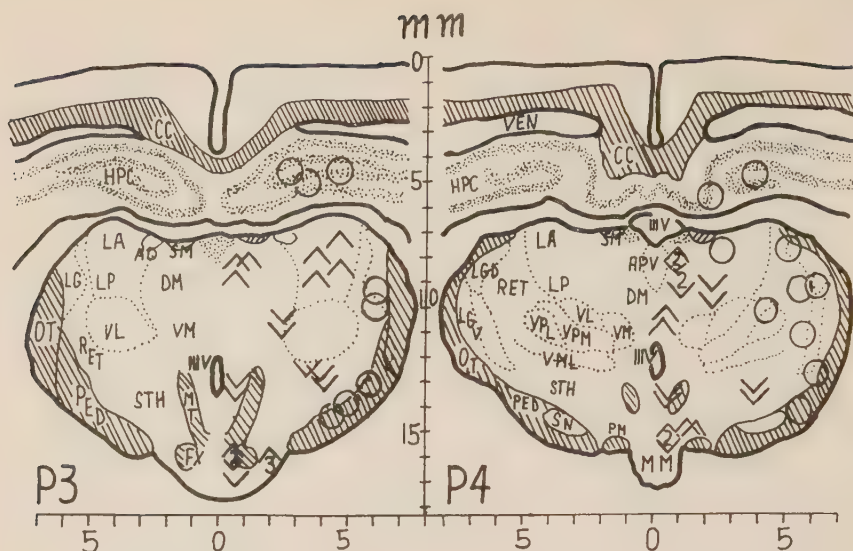


Abb. 7. Querschnittsebenen P3 und P4 = 3 und 4 mm hinter der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

medial unten nach lateral oben ansteigenden Streifen zwischen 1,5 und 5 mm lateral und 13–8 mm Tiefe, die größtenteils zum Retikularbündel gehören, ergab R-Abfälle. Mehrere Reizorte im Gebiet des lateralen Hypothalamus zwischen Fornix und Tract. opt. bzw. N. mamillaris lat. und Tract. opt. (Elektrodenlage 14 mm tief, 2–3 mm lateral) oder im Gebiet der hinteren Tuber-Region nahe dem III. Ventrikel (1 mm lateral, 16 mm tief) zeigten dynamische Effekte.

Auf den Schnittebenen P 3 und P 4 durch die Mamillarkörperregion sind in unserem Material etwas weniger Punkte geprüft. Wiederum waren mehrere Reizungen im Hippocampus (P 3, 4–5 mm tief, 3 mm lateral), sowie in mehreren Tiefen bei über 5 mm lateral, d. h. hauptsächlich im Tract. opt. und im Pedunculus unwirksam. Einige wenige Reizungen im Gebiet der lateralen Mamillarkörper auf P 3 und P 4 bei 2 mm lateral und 15 mm tief, im N. dorsomedial. (7 mm tief, 1 mm lateral) und N. lateral. post. des Thalamus (4 mm lateral, 6–8 mm tief) sowie eben oberhalb des Aquaeducts (P 4, 1 mm lateral, 10 mm tief) führten zu R-Anstiegen. Am häufigsten (vierzehnmal) wurden R-Abfälle beobachtet, jedoch an verstreuten Punkten, in P 3 bei 3 mm lateral und 10 mm Tiefe, eben medial vom N. ventrolateral. des Thalamus, außerdem 1 mm lateral und 12–13 mm tief zwischen Fornix und III. Ventrikel sowie nahe der Mittellinie und der Hirnbasis in den Mamillarkörpern. Auf P 4 finden sich R-Abfälle bei 0–2 mm lateral und 9–10 mm Tiefe, im N. dorsomedial. des Thalamus und annähernd im Fornix bei 1 mm lateral und 12–13 mm Tiefe, sowie in beiden Schnitten im lateralen Subthalamus (3–4 mm lateral und 12–13 mm tief). Bei Lage der Elektroden im Gebiet der mittleren Mamillarkörper wurden dynamische Effekte (4 Versuche) hervorgerufen.

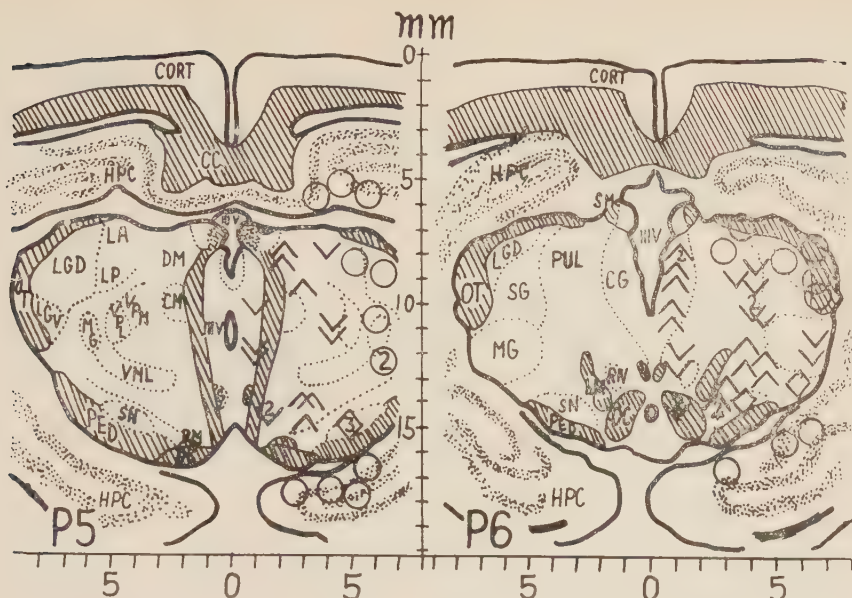


Abb. 8. Querschnittsebenen P 5 und P 6 = 5 und 6 mm hinter der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

Auf den folgenden Querschnitten P 5 und P 6 (Abb. 8) waren die Reizungen bis zu 6–7 mm Tiefe und diejenigen außerhalb von 5 mm lateral in verschiedenen Tiefen sowie die ganz unten im Hippocampus gelegenen erfolglos. Im zentralen Höhlengrau bei 0–1 mm lateral konnten in Schnitt P 5 bei 8 mm Tiefe und P 6 bei 8–10 mm Tiefe mehrfach R-Anstiege ausgelöst werden. Weitere Reizorte mit dieser Effektart wurden in 12–14 mm Tiefe, 2 mm (P 5) bzw. 2–4 mm lateral (P 6) oberhalb und medial von der Substantia nigra gefunden. Bei einem Teil der medialen Reizpunkte (auf P 5 0–1 mm lateral, 10, 12 und 14 mm tief im zentralen Höhlengrau, auf P 6 0–1 mm lateral, 12 und 14 mm tief, unterhalb des Höhlengraus), sowie bei einigen lateralen Reizorten in beiden Ebenen (3–4 mm lateral und 7–11 mm tief) traten R-Abfälle auf, ein Punkt im Corp. genic. med. auf P 6 ergab ebenfalls diesen Effekt. Dynamische Effekte wurden in beiden Ebenen in und neben der Substantia nigra bei 4 bzw. 3 und 5 mm lateral und 14–15 mm Tiefe verzeichnet.

Die betreffenden Kerngebiete und Bahnen der Ebene P 6 dürften schon außerhalb des eigentlichen Hypothalamus liegen, dessen äußerste kaudale Begrenzung von Schnitt P 5 noch tangiert wird. Die in den Abbildungen 9 und 10 eingetragenen Ebenen P 7 bis P 10 aus der Mittelhirnhaube sind nicht systematisch untersucht. Neben zahlreichen unwirksamen Reizorten an allen möglichen Stellen fanden wir doch noch, vornehmlich nach Reizung im zentralen Höhlengrau (P 9 und P 11) und im Corp. genic. med. (P 7 und P 8), einige Punkte, deren Reizung Retikulocytose erzeugte. Ganz vereinzelt, (dreimal auf P 8 und einmal auf P 10) wurden R-Abfälle ausgelöst. Im lateralen Gebiet von P 7, P 8 und P 10 konnten wir gelegentlich dynamische Effekte verzeichnen.

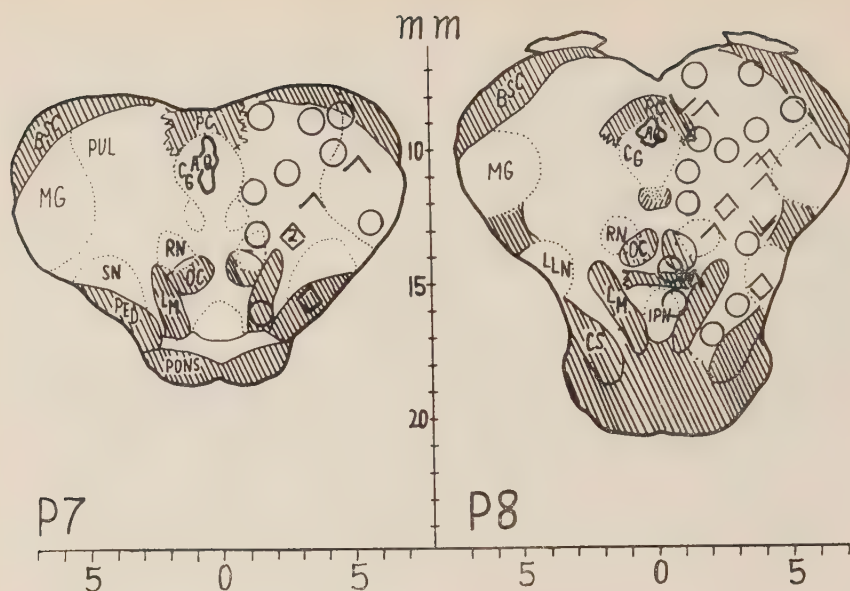


Abb. 9. Querschnittsebenen P7 und P8 = 7 und 8 mm hinter der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

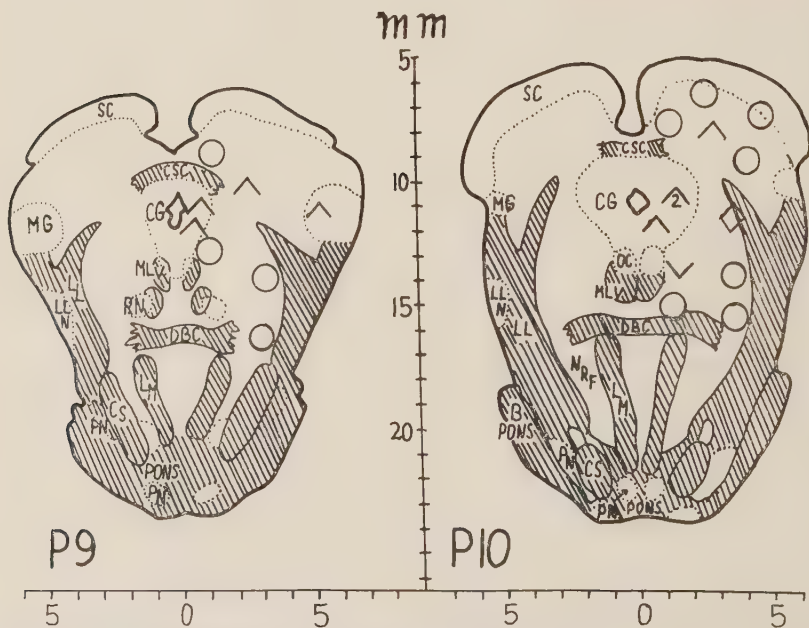


Abb. 10. Querschnittsebenen P9 und P10 = 9 und 10 mm hinter der APO-Ebene. Koordinaten und Symbolbezeichnung wie bei Abb. 2.

3. Hypothalamusreizungen nach Exstirpation der Milz, der *Nn. splanchnici majores* oder der lumbalen Grenzstränge.

Um die Beteiligung der Milz an unseren Reizeffekten auszuschließen, wurde das Organ in einigen Fällen vor den Reizversuchen exstirpiert. Bei anderen Tieren wurde ein Teil des mutmaßlichen effektorischen Leitungsweges durch Entfernung je eines Stückes aus den *Nn. splanchnici majores* bzw. den lumbalen Grenzsträngen unterbrochen.

Die Operationen wurden bei 14 Kaninchen in der gleichen Weise vorgenommen wie von Linke (1955 b) beschrieben. Einige Tage nach der entsprechenden Exstirpation hatten sich die Tiere wieder völlig erholt und wurden dann zu den Reizversuchen herangezogen. Es wurden Reizorte gewählt, die in unserem normalen Material stets deutliche Effekte, zum Teil vom Typ 1 und zum Teil vom Typ 2 gezeigt hatten, vorwiegend in den Ebenen A 1, AP 0, P 1 und P 2. Die Elektroden trafen dabei Gebiete der supraoptischen Region, verschiedene Hypothalamuskern, das Infundibulum- und Tubergebiet und auch Teile des vorderen Thalamus. Nach Ausschaltung der Milz führten 20 Reizungen zu ganz normalen Effekten und zwar je nach Reizort sowohl zu R-Anstiegen wie zu R-Abfällen. Bei 21 Reizungen nach Exstirpation beider *Nn. splanchnici* kam es in 4 Fällen und bei 54 Reizungen nach Grenzstrangentfernung in 6 Fällen zum Ausbleiben der an dem Reizort zu erwartenden Retikulocytenvermehrung. Bei beiden Versuchsgruppen lagen die Elektroden bei den unwirksamen Reizversuchen im Gebiet der mittleren dorsalen-, medialen- und ventralen Hypothalamuskern.

Nach diesen Ergebnissen kann eine Beteiligung der Milz an unseren Reizeffekten des Typs 1 und 2 ausgeschlossen werden. Eine nervöse Aktivierung der Nebennieren scheint ebenfalls keine wesentliche Rolle zu spielen, da die Entfernung der *Nn. splanchnici* in der Mehrzahl der Versuche die Hypothalamusreizeffekte nicht verhinderte. Die Exstirpation des lumbalen Grenzstrangs trifft wohl bei zentraler Reizung, die bei Effektyp 1 vermutlich alle Wege zum Knochenmark aktiviert, einen zu kleinen Anteil des effektorischen Leitungsweges und konnte daher nur in wenigen Fällen den Reizeffekt beeinflussen. Bei den wenigen erfolglosen Hypothalamusreizungen nach Durchschneidung der *Nn. splanchnici* oder der lumbalen Grenzstränge kann überdies eine Reaktionsschwäche infolge eines Restes von Schädigung nach der ersten Operation, trotz der guten Erholung im allgemeinen Verhalten, nicht sicher ausgeschlossen werden. Wir möchten daher auf diese Ausnahmefälle wenig Wert legen.

4. Weitere vegetative und motorische Reizeffekte

In einem Teil unserer Reizversuche konnten weitere vegetative und motorische Effekte beobachtet werden, die mit von W. R. Heß (1954), Ranson und Mitarb. (1939) und anderen beschriebenen Reaktionen weitgehend übereinstimmen und daher den Vergleich zwischen den Befunden dieser Autoren an der Katze und unseren Untersuchungen am Kaninchen erleichtern können. Zu den vegetativen Reizeffekten gehörten Veränderun-

gen der Atmung im Sinne einer anfallsweisen Tachypnoe oder von Schnupperbewegungen der Nase und der Vibrissae, Kreislaufsymptome in Form von Blutdruckschwankungen, sowie kräftige Absonderung eines sehr viskösen Speichels. Die motorischen Erscheinungen bestanden im Lidzwinkern oder transversalem Nystagmus auf der gereizten Seite, manchmal kombiniert mit Tränenfluß, sowie einzelnen Zungenbewegungen bzw. offensichtlichem Lecken und schließlich in Kaubewegungen, manchmal mit Zähneknirschen.

Tachypnoe wurde dreimal in Querschnitt A 3, 2—3 mm lateral bei 10—12 mm Tiefe in der oberen praeoptischen Region festgestellt, sowie siebenmal in A 2 und A 1, 4 mm lateral und 12—14 mm tief, etwa neben dem Tract. opt., Schnuppern fanden wir in 12 Fällen im Querschnitt A 3, 2—3 mm seitlich und 11—14 mm tief in der lateralen praeoptischen Region. W. R. Heß konnte an verschiedenen Hypothalamus-Stellen Tachypnoe auslösen, in der praeoptischen Region besonders im intermediären und lateralen Abschnitt, Schnuppern wurde in seinen Versuchen ebenfalls an einer Reihe von Reizpunkten in und außerhalb des Hypothalamusgebietes beobachtet, u. a. auch in der lateralen praeoptischen Region.

Vermehrte Speichelsekretion wurde angemerkt in 5 Versuchen bei Reizorten, die in Schnitt A 1 und A 2, 11—13 mm tief und 2—3 mm seitlich im lateralen vorderen Hypothalamus nahe dem Tract. opt. lagen. Salivation bei Hypothalamusreizungen ist häufig beschrieben worden, wohl im Zusammenhang mit Wutreaktionen im lateralen und hinteren Hypothalamus u. a. von Ranson und Mitarb. (1939), Cannon (1927), Cushing (1909), sowie als Bestandteil der Wärmeregulation zusammen mit dem Hacheln oder bei Nahrungsaufnahmevorgängen, wie dem Lecken, im vorderen lateralen Hypothalamus oder im Gebiet des N. supraopt. von W. R. Heß und W. O. C. Magnus (1943), W. Baum (1945) bzw. von Andersson (1951).

In einer Reihe von Versuchen wurde der Blutdruck in der A. femoralis mit einem Hg-Manometer gemessen. Bei 42 Reizungen an verschiedenen Reizorten wurden nur im Bereich des vorderen lateralen Hypothalamus auf den Querschnitten A 4—3, 3—4 mm lateral und in 10—12 mm Tiefe, sowie an einigen Punkten der Querschnitte P 3—P 5, 2—4 mm lateral und 10—12 mm tief im hinteren lateralen Hypothalamus Blutdruckanstiege hervorgerufen. An den gleichen Reizorten waren im Blutbild stets Abfälle der Retikulozytenwerte aufgetreten. Die beobachteten pressorischen Effekte zeigen beim Kaninchen unter unseren Versuchsbedingungen die gleichen Blutdruckwirkungen bei Reizung des vorderen, mittleren und hinteren lateralen Hypothalamus, wie in den Versuchen von Ranson und Mitarb. (1939) sowie W. R. Heß (1954) u. a. an der Katze. Auf die Frage der Beziehung zwischen Blutdruck bzw. Kreislaufreaktionen und den beschriebenen Verschiebungen der Retikulozytenwerte wird noch einzugehen sein.

Die geschilderten motorischen Erscheinungen wurden meist bei Reizungen außerhalb des Hypothalamus gefunden. Das ipsilaterale Lidzwinkern trat in 6 Fällen bei Reizorten in den Ebenen P 2 und P 1 im Gebiet

des Thalamus im N. anteromed., N. ventr. ant., N. lat. ant. und am medialen Rand des Retikularbündels in Erscheinung. Lecken wurde achtmal bei Reizungen in den Ebenen P 2 — P 3, 2—3 mm lateral und 8—11 mm tief in den hinteren Thalamuskernen gesehen, Kaubewegungen siebenmal auf den gleichen Querschnitten im N. lat. post., N. dorsomedial. und N. ventr. ant. des Thalamus. Nystagmus wurde an 5 Reizorten auf A 2 und A 1 am medialen Rand des Pallidums und dem unteren Abschnitt der Capsula interna bzw. bei 3 mm lateral und 12—14 mm Tiefe im lateralen vorderen Hypothalamus ausgelöst.

Lidzwinkern evtl. zusammen mit Brauenbewegung oder Verengung der Lidspalte sowie mit anderen Gesichtsbewegungen wird von W. R. Heß (1940 b) bei Reizungen im Gebiet des Thalamus, von W. R. Heß und Akert (1951) bei Reizung im Orbitalhirn angegeben. Lecken gehörte in den Versuchen von W. R. Heß zu verschiedenen Akten. Es war als Nahrungsaufnahmevorgang in der Form des Aufleckens verbunden mit Kopfsenken vom Septumgebiet, der Commiss. ant., dem lateralen Hypothalamus und vielleicht ähnlich wie bei uns vom Thalamus aus hervorzurufen. Dieser Typ des Leckens konnte auch mit Kaubewegungen kombiniert sein oder mit ihnen abwechseln. Auch die Lokalisation der Kaubewegung in unseren Befunden würde daher mit einem Teil der Reizorte von W. R. Heß übereinstimmen. Lecken zum Zweck der Mundreinigung erfolgte bei anderen Reizorten, und einzelne, abgesetzte Leckbewegungen ohne deutlichen funktionellen Zusammenhang konnten bei praeopt. Hypothalamusreizungen zustande kommen. Bezüglich des Nystagmus sei auf die mannigfachen Reaktionen der Haltung und Stellungsregulation in den Versuchen von W. R. Heß (1954) verwiesen, die den Stellreflexen und Labyrinthreflexen des Hirnstamms ähneln. Die in diesem Abschnitt beschriebenen Reizeffekte setzten bis auf die Sekretion mit kurzer Latenz ein und verschwanden nach Ende der Reizperiode rasch, nur bei der Salivation war eine längere Latenz und Nachwirkung zu beobachten.

Besprechung der Ergebnisse

Die Retikulozytosen unseres Effekttyps 1 gleichen in Größe und Verlaufsform weitgehend den kurzfristigen Reaktionen, die in den eingangs erwähnten Arbeiten von Linke nach Reizung verschiedener vegetativer Nervenstämmen in der Bauchhöhle von Hund und Kaninchen gefunden wurden. Die wirksamen peripheren Nervenstämmen gehörten sämtlich dem Sympathikus an, und es konnte gezeigt werden, daß die Reizeffekte wie in den hier beschriebenen Versuchen nach Ausschaltung der Milz und der Nebennieren bestehen blieben (Linke 1953, 1955 a) und nach Zerstörung aller Verbindungen zu dem von den betreffenden Nerven erreichbaren Knochenmarksabschnitt (Linke 1955 b) bzw. nach Schädigung des Marks durch Röntgenbestrahlung (Linke 1954) aufgehoben wurde.

Auf Grund der Ähnlichkeit im Zeitverlauf könnte unser Effekttyp 1 bei zentraler Reizung als Aktivierung dieser über den Sympathikus vermittelten Wirkung auf die R-Abgabe aus dem Knochenmark aufgefaßt wer-

den. Die zu dem Typ 1 gehörenden Reizorte im Hypothalamus selbst liegen in einem ziemlich gut zusammenhängenden Gebiet im mittleren Teil der Querschnitte A 2—0 und damit in den medialen Anteilen des vorderen und des mittleren Hypothalamus von knapp hinter dem Chiasma opt. bis zur Infundibularregion. Bei Reizversuchen in dieser Region wurden von *Ranson* und Mitarb. (1933, 1939), von *W. R. Heß* (1954) u. a., fast ausschließlich über den Sympathikus verlaufende Wirkungen beschrieben. Eine Zuordnung unserer Retikulocytosen zu den Symptomen der Sympathikusaktivierung erscheint daher berechtigt (s. auch *Kurotsu* 1950), obwohl die Aufteilung des Hypothalamus in einen vorderen parasympathischen und einen mittleren und hinteren sympathischen Abschnitt in vieler Hinsicht problematisch ist (s. z. B. *W. R. Heß* 1947 b, 1954).

Die Ausdehnung des wirksamen Gebietes auf den Thalamus könnte durch die Verbindungen der vornehmlich beteiligten vorderen und mittleren Thalamuskern zum Hypothalamus (*Murphy* und *Gellhorn* 1945) erklärt werden. Die zweite zu diesem Effekttyp führende Hypothalamusregion in den Mamillarkörpern könnte als sympathischer Anteil (*Kurotsu* 1950) unmittelbar oder über den Thalamus auf den mittleren Hypothalamus zurückwirkend eingesetzt werden. Die wirksamen Reizpunkte im Septumgebiet und im Fornix könnten auf der Verbindung des Fornix zu den Mamillarkörpern beruhen (s. z. B. *Gloor* 1956) sowie auf den Endigungen von Fornixabzweigungen in den vorderen und mittleren Thalamuskernen und in verschiedenen Teilen des Hypothalamus (*Nauta* 1956). Die bisher von uns nicht genügend systematisch untersuchten Reizeffekte am Höhlengrau des Aquaeducts und an verschiedenen Mittelhirnpunkten könnten eine Ausdehnung des effektorischen Apparates in das Hirnstammgebiet wie bei vielen anderen vegetativen Hypothalamuswirkungen oder eine afferente Beeinflussung des Hypothalamus von den verschiedenen sensorischen Systemen des Hirnstamms aus (s. z. B. *Green* 1956, *Gloor* 1956) anzeigen.

Da die Retikulocytose als Folge vasomotorischer Umstellungen im Knochenmark und anderen Speicherorganen angesehen werden kann, seien die Reizpunkte mit kreislaufwirksamen Hypothalamusgebieten verglichen. Im mittleren und vorderen Hypothalamus wurde in den Reizversuchen von *Ranson* und Mitarb. (1939), *W. R. Heß* (1954), *Brücke* (1952) und anderen, meist Blutdruckerhöhungen, Vasokonstriktionen der Hautgefäße (*Ström* 1950) und Herzfrequenzsteigerungen beobachtet, jedoch ist das pressorische Gebiet besonders nach dem hinteren Hypothalamus zu wesentlich größer als unser Retikulocytosenbezirk. Überdies kann der Blutdruck als Resultante von Herz- und Gefäßwirkungen und eventuellen Gegenregulationen wenig aussagen über vasomotorische Verhältnisse in bestimmten Gefäßgebieten, wie den für eine R-Abgabe wichtigen Speichern. Daß jede allgemeine, unspezifische Vasokonstriktion eine Retikulozytose hervorruft, ist unwahrscheinlich; eine spezifische vasomotorische Reaktion im Knochenmark und anderen Retikulozytenspeichern wäre aber wohl als ein Glied eines Regulationsapparates zu werten.

Die anfangs erwähnten Befunde zahlreicher Autoren über Retikulozytosen oder Polyglobulien nach Luftfüllung des III. Ventrikels, Punktionen oder Encephalographien erlauben nur die allgemeine Lokalisation beteiligter Zentralapparate in das Hypothalamusgebiet. Die nähere Lokalisation von Stichretikulozytosen in das Tubergebiet (*Heilmeyer* 1951, *Hayashida* 1938, *Benetato* 1945) bzw. den N. paraventricularis (*Sakurai* 1933 a, b) würde zu unseren Befunden passen. Die Retikulozytenvermehrungen dieser Autoren verliefen wesentlich langsamer als unser Effekttyp 1, das Maximum war meist nach 2—3 Stunden erreicht und der Abfall dauerte 8—10 Stunden. Es ist aber zu bedenken, daß bei den Reizungen peripherer Nervenstämmen von *Linke* (1953, 1955) immer nur kleine Ausschnitte des effektorischen Systems getroffen werden konnten und daß auch bei unseren Hypothalamusreizungen nur kleine Bruchstücke des Zentralapparates von ungefähr 1 mm³, überdies noch unilateral, aktiviert werden konnten. Bei ausgedehnter Erregung des ganzen Bezirks wären langdauernde, für die Erythrozytenregulation ins Gewicht fallende Ausschwemmungen wie bei der Luftfüllung (*Beer* 1942) usw. durchaus denkbar.

Unser 2. Effekttyp, der R-Abfall, wurde bisher nur von *Seip* (1953) bei peripheren vasomotorischen Reaktionen beobachtet. Da bei unseren Zählungen der Anteil der Retikulozyten an je 1000 roten Blutzellen festgestellt wurde, könnte der Abfall auch durch eine relative Vermehrung der reifen Erythrozyten infolge von Blutspeicherentleerung hervorgerufen werden. Die Konstanz bzw. Abnahme der Erythrozytenzahl bei unseren Reizungen spricht dagegen, doch läßt sich mit Hilfe der Erythrozytenzählung diese Möglichkeit nicht sicher ausschließen. Wir möchten vorläufig den R-Abfall als ein echtes Spiegelbild zum Effekttyp 1 als Speicherung von Retikulozyten im Knochenmark (*Linke* 1954) und anderswo oder als Verringerung der fortlaufenden Retikulozytenausschüttung ansehen. Dementsprechend müßte dieser Effekt dem Parasympathikus zugeordnet oder als Hemmung eines zum Sympathikus gehörenden Apparates gedeutet werden.

Die topographische Verteilung der zugehörigen Reizpunkte im Hypothalamus bildet im Groben einen zusammenhängenden Strang. Das dickere, rostrale Ende besetzt die mediale- und laterale praeoptische und supraoptische Region bis zu 2—3 mm von der Mittellinie. Von A 2 bis P 4 wird der Strang mehr nach lateral verschoben und liegt damit im lateralen vorderen Hypothalamus, der lateralen Infundibularregion und dem lateralen und dorsalen hinteren Hypothalamus. Der rostralste Teil in der praeoptischen und supraoptischen Region würde nach den Reizversuchen von *Ranson* und Mitarb. (1939), *W. R. Heß* (1954) sowie *Kurotsu* (1950) und den Erfahrungen von *Cushing* (1909) am Menschen zu den mehr parasympathischen Anteilen des Hypothalamus zu rechnen sein. Die weiter hinten gelegenen Reizpunkte im mittleren Hypothalamus ergeben aber außer den Sekretionen und gewissen Magen-Darm-Wirkungen meist sympathische Reizeffekte, jedoch muß wohl auch an die Möglichkeit der Verbindung innerhalb des Hypothalamus von diesen Stellen zum praeoptischen Gebiet gedacht werden. Daß vom Hirnstamm, vom Pulvinar und gelegentlich vom

Thalamus aus noch R-Abfälle ausgelöst werden können, könnte mit Afferenzen zum Hypothalamus zusammenhängen. Einzelne R-Abfälle in den medialen Mamillarkörperkernen würden zu der Zuordnung dieser Kerne zum Parasympathikus nach *Kurotsu* (1950) passen.

Das Fehlen des Effekttyps 2 bei Reizung peripherer parasympathischer Stämme (*Linke* 1953, 1955 a) ist wohl kein Einwand, da eine genügend reine Parasympathikusreizung mit einem ausreichend großen Innervationsbereich schwer möglich ist und der zentrale Reizeffekt sich auch über eine Hemmung sympathischer Zentren im Hypothalamus oder im Hirnstamm auswirken könnte. Eine Beziehung der Reaktion auf allgemeine vasomotorische Umstellungen ist wenig wahrscheinlich. Die praeoptische Region ist ein Gebiet des Blutdruckabfalls, der Herzverlangsamung und der Vasodilatation, die kaudaleren wirksamen Bezirke zeigen dagegen, wie in unseren eigenen Kontrollen, meist gegenteilige, pressorische Effekte (*Ranson* und Mitarb. 1939, *W. R. Heß* 1938, 1954).

Die dynamischen Schwankungen der 3. Effektart bieten eine Parallele zu ähnlichen diphasischen Effekten am Blutdruck oder an der Atmung in den Versuchen von *W. R. Heß*. Topographisch sind sie einmal ganz unten medial im Hypothalamus zu finden, zum anderen in einem seitlichen Strang, der von der Amygdalaregion aus nach hinten zieht und vielleicht zum Riechhirn gehört. Beziehungen zwischen Riechhirn und Hypothalamus sind häufiger nachgewiesen worden (*Kaada* 1951, *Gloor* 1956 und andere) und können wohl besonders die Wirkung der Amygdalareizungen erklären. Wie bei allen anderen Reizversuchen in dieser Gegend (s. *Kaada* und Mitarb. 1954, *Gloor* 1956), war der Hippocampus auch in unseren Reizversuchen unwirksam.

Auf Grund der Befunde anderer Autoren sowie unserer eigenen Ergebnisse halten wir einen Einfluß des Hypothalamus auf die Retikulozytenzahl für erwiesen. Ob und in welcher Form dieser Einfluß Glied eines Regulationssystems der Erythrozytenzahl im strömenden Blut ist, muß mit weiteren Untersuchungen geklärt werden.

Verzeichnis der Abkürzungen, Abbildung 2—10

AC	Commissura anterior	DMH	N. dorsomedialis hypothalamis
AD	N. anterodorsalis	EC	Capsula externa
AHA	Area hypothalamica anterior	FF	Fimbriae Fornicis
AM	N. anteromedialis	FX	Fornix
AMYG	Amygdala	G	Tractus mamillo-tegmentalis
APV	N. paraventricularis anterior	GP	Pallidum
AQ	Aquaeductus Sylvii	HPC	Hippocampus
AV	N. anteroventralis	IC	Capsula interna
BC	Brachium conjunctivum	INF	Infundibulum
BSC	Brachium colliculi superioris	IPN	N. interpeduncularis
C.	N. caudatus	LA	N. lateralis anterior
CC	Corpus callosum	LGD	Corpus geniculatum laterale pars dorsalis
CG	Substantia grisea centralis	LGV	Corpus geniculatum laterale pars ventralis
CM	N. centralis medialis	LHA	Area hypothalamica lateralis
CORT	Cortex cerebialis	LL	Lemniscus lateralis
CS	Tractus corticospinalis	LLN	N. Lemnisci lateralis
DBC	Decussatio brachiorum conjunctivorum	LM	Lemniscus medialis
DHA	Area hypothalamica dorsalis	LP	N. lateralis posterior
DIAG	Eroca'sches Diagonalband	LPO	Area praeoptica lateralis
DM	N. medialis dorsalis		

LSO	Area supraoptica lateralis	RET	N. reticularis
M	Massa intermedia	RN	N. ruber
MG	Corpus geniculatum mediale	SCH	N. suprachiasmaticus
ML	N. mamillaris lateralis	SG	Corpora suprageniculata
MLF	Fasciculus longitudinalis medialis	SM	Striae medullares
MM	N. mamillaris medialis	SMA	Area supramamillaris
MPO	Area praeoptica medialis	SN	Substantia nigra
MSO	Area supraoptica medialis	SO	N. supraopticus
NRF	N. formatio reticularis	SP	Septum pellucidum
OCH	Chiasma opticum	STH	Subthalamus
OCN	N. nervi oculomotorii	VA	N. ventralis anterior
OT	Tractus opticus	VEN	Ventriculus
PC	Commissura posterior	VL	N. ventralis lateralis
PED	Basis pedunculi	VM	N. ventromedialis
PHA	Area hypothalamica posterior	VML	Lamina medullaris ventralis
PMA	Area praemamillaria	VMH	N. ventromedialis hypothalami
PPO	N. periventricularis praeopticus	VPL	N. ventralis-posterolateralis
PUT	Putamen	VPM	N. ventralis-posteromedialis
PV	N. paraventricularis	III V	Ventriculus tertius

Zusammenfassung

An 101 Kaninchen wurde der Einfluß unilateraler, bipolarer elektrischer Reizung etwa 1 mm³ großer Herde im Hypothalamusgebiet und seiner Nachbarschaft auf die Retikulozytenzahl (R) im strömenden Blut untersucht. Bei Einführung der Elektroden mit einem stereotaktischen Gerät und Reizperioden von 20 Min. Dauer (rhythmische Rechteckstöße, Impulsbreite 15 msec, Stärke 1—3 V, Frequenz 10/Sek., innerhalb der Periode jeweils 30 mal 40 Sek. Reizung und 20 Sek. Pause) konnte das Gebiet zwischen der Commissura anterior und dem rostralen Teil des Mittelhirns millimeterweise abgetastet werden und die Reizerfolge an 581 histologisch kontrollierten Reizorten festgelegt werden.

Folgende Veränderungen der R-Zahlen wurden beobachtet:

Effekttyp 1 = Vermehrung der R-Zahl auf 150—450 % in wenigen Minuten und Rückkehr zum Ausgangswert innerhalb von 90 Min. nach Reizende;

Effekttyp 2 = Abfall der R-Zahl auf 50—20 % des Ausgangswertes mit ähnlichem Zeitverlauf.

Effekttyp 3 = diphasische Schwankungen der R-Zahl um mehr als 50 % des Ausgangswertes nach oben und unten während 60—80 Min.

Effekttyp 1 wurde bei Lage der Reizorte in den medialen Anteilen des vorderen und mittleren Hypothalamus vom Chiasma bis zur Infundibularregion, genauer in der medialen supraoptischen Area im N. paraventricularis und in den mittleren ventralen und dorsalen Hypothalamuskernen sowie in den lateralen Mamillarkörperkernen gefunden. Außerhalb des Hypothalamus waren Reizorte im Septumgebiet, im aufsteigenden Fornix, im Thalamus (vornehmlich vordere und mittlere Kerne, aber auch Lateralkerne) und im zentralen Höhlengrau des Aquaeducts sowie an einigen Stellen des rostralen Mittelhirns wirksam.

Effekttyp 2 trat auf bei Reizorten in der medialen und lateralen praeoptischen und supraoptischen Region, im lateralen vorderen Hypothalamus, in der lateralen Infundibularregion und im lateralen dorsalen hinteren Hypothalamus sowie in den medialen Mamillarkörperkernen, vereinzelt auch bei Reizung des Thalamus, des Pulvinar und des rostralen Mittelhirns.

Effekttyp 3 wurde in den medialen Partien des ventralen Hypothalamus und in der Amygdalaregion und einem daran anschließenden, seitlichen Strang im ventralen Hypothalamus ausgelöst.

Reizorte im Hippocampus, im N. caudatus, im Putamen, im Globus pallidus und in der Capsula interna waren unwirksam.

Die genaue Lokalisation und die Reproduzierbarkeit der Effekte an gleichen Reizorten ist auf einem Sagittalschnitt und 16 Querschnitten näher dargestellt. Effekttyp 1 oder 2 konnten von vielen Reizorten auch nach vorheriger Milz-

ausschaltung oder Exstirpation der Nn. splanch. maj. oder Entfernung des lumbalen Grenzstranges ausgelöst werden. Die Bedeutung der Befunde im Rahmen der vegetativen Funktionen des Hypothalamus und der Frage nach der Existenz eines Regulationsapparates für die Retikulozytenzahl wird erörtert.

Summary

After the electric stimulation applied systematically to various points of the hypothalamus of rabbits the number of reticulocytes examined in the peripheral blood stream changes as follows: 1. Reticulocytosis of short duration after stimulation of regions of the sympathetic system; 2. Decrease of the number of reticulocytes after stimulation of regions of the parasympathetic system; 3. Diphasic fluctuation of the number of reticulocytes after stimulation of the medial and ventral region of the hypothalamus or of the region of amygdala. The meaning of the results for the existence in the hypothalamus of a system regulating the number of reticulocytes has been discussed.

Résumé

Après excitation électrique systématique des endroits les plus divers de l'hypothalamus de lapin, on a mesuré les modifications suivantes du nombre de réticulocytes dans le sang périphérique: 1. Courte réticulocytose lors de l'excitation dans les zones du système sympathique. 2. Diminution des réticulocytes après excitation des zones parasympathiques. 3. Variations diphasées du nombre de réticulocytes depuis l'hypothalamus médian et ventral et la région amygdale. On fait allusion à l'importance de ces résultats pour l'existence d'un appareil régulateur de réticulocytes dans l'hypothalamus.

Schrifttum

- Andersson, B., *Acta Physiol. Scand.* **23** (1951): 8 — Barna, V. u. Baena, *Arch. Cardiol. hemat.* **15** (1934): 170 — Baum, W., *Helvet. physiol. acta* **3** (1945): 21 — Benetato, *Schweiz. med. Wschr.* **1945**, 32 — Beer, A. G., *Fol. haemat.* **66** (1942): 222 — Brücke, *Acta neuroveget.* **4** (1952): 299 — Cannon, W. B., *Amer. J. Physiol.* **79** (1927): 433 — ders., *Erg. Physiol.* **27** (1928): 380 — Cushing, H., *Brain* **32** (1909): 44 — Da Rin, O. C. u. Costa, *Kongr. Zbl. inn. Med.* **76** (1934): 430 — Denecke, G., *Verhdl. Ges. Inn. Med.* **1935**: 243 — ders., *Münch. med. Wschr.* **83** (1936): 636 — Dockhorn, E., *Fol. haemat.* **54** (1936): 248 — Garein, *Ann. Méd.* **31** (1932): 100 — Ginzberger u. L. Heilmeyer, *Klin. Wschr.* **11** (1932): 1991 — dies., *Arch. psychiatr. (D)* **97** (1937): 719 — Gloor, P., *Hypothalamic-Hypophysial interrelationships*, Springfield/Illinois 1956, S. 74-113 — Gottsegen, *Fol. haemat. (D)* **58** (1937): 224 — Green, J. D., *Hypothalamic-Hypophysial interrelationships*, Springfield/Illinois 1956, S. 3-16 — Guillain, Lechelle u. Garein, *Ann. Méd.* **31** (1932): 100 — Günther, *Dtsch. Arch. klin. Med.* **165** (1929) — Hayashida, J., *J. Kumamoto Med. Soc. (jap.)* **11** (1938): 1295 — Heilmeyer, L. u. H. Begemann, *Blut und Blutkrankheiten*, Hdb. d. inn. Med. 4. Aufl., Berlin-Heidelberg 1951 — Heß, W. R., *Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes*, I. Teil, Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte, Leipzig 1932; II. Teil, Das Zwischenhirn und die Regulation von Kreislauf und Atmung, Leipzig 1938 — ders., *Pflügers Arch.* **243** (1940 a): 431 — ders., *ebda.* **243** (1940 b): 678 — ders., *Helvet. physiol. acta Suppl.* **4** (1947 a) Vegetative Funktionen und Zwischenhirn — ders., *Die funktionelle Organisation des vegetativen Nervensystems*, Basel 1947 — ders., *Helvet. physiol. acta* **9** (1951): 367 — ders., *Das Zwischenhirn; Syndrome, Localisationen, Funktionen*; II. erweiterte Aufl., Basel 1954 — ders. u. W. O. C. Magnus, *Helvet. physiol. acta* **1** (1943): 533 — ders., u. K. Akert, *Helvet. physiol. acta* **9** (1951): 269 — Hoff, T. u. V. Linhardt, *Zschr. exper. Med.* **63** (1928): 277 — Jamin, F., *Münch. med. Wschr.* **81** (1934): 1085 — Kaada, B. R., *Acta scand.* **24** (1951): Suppl. 73 — ders., P. Andersen u.

- J. Jansen jr., *Neurology* **4** (1954): 48 — Kraus, *Amer. J. med. Sci.* **149** (1936): 108 — Kurotsu, T., K. Kurachi u. T. Ban, *Med. J. Osaka Univ.* **2** (1950): 1 — Lhermitte, J., *Revue neur.* **41**/I (1934): 920 — Le Gros Clark, W. E., *The Hypothalamus*, Edinburgh 1938 — Linke, P. G., *Zschr. Biol.* **106** (1953): 292 — ders., (1954) unveröffentlichte Versuche — ders., *Zschr. Biol.* **107** (1955 a): 429 — ders., ebda. **108** (1955 b): 1 — Lübbbers, P., *Ärztl. Forsch.* **1** (1947): 147 — Magnus, W. O. C., *Monatsschr. Psychol. u. Neurol.* **110** (1945): 193 — Murphy, J. P. u. E. Gellhorn, *J. Neurophysiol.* **8** (1945): 341 — Münzer, F. Th., *Med. Klin.* **28** (1932): 1382 — Nauta, W. J. H., zit. nach P. Gloor, *Hypothalamic-Hypophysial interrelationships*, Springfield/Illinois 1956, S. 74-113 — Pischinger, *Verhdl. der Dt. Anat. Ges.* (1930): 332 — Ranson, S. W., *Erg. Physiol.* **41** (1939): 56 — Ranson, S. W. u. P. R. Billingsley, *Amer. J. Physiol.* **41** (1916): 85 — Ranson, S. W. u. H. W. Magoun, *Arch. Neur. Psychiol.* **29** (1933): 1179 — Rose, M., *Das Zwischenhirn des Kaninchens*, *Med. Acad. Pol. Sc. Lett. Ser. B* 1-108 — Rose, J. E. u. C. N. Woolsey, *Bull. Johns Hopkins Hosp.* **73** (1943): 65 — dies., *J. Comp. Neur.* **89** (1949): 279 — Rosenberg, H. u. V. C. Turdley, *J. Physiol.* **109** (1949): 24 P — Rosenow, G., *Acta haemat.* **5** (1951): 1 — Sakurai, J., *Kwoderigaku-Zashi* **26** (1933 a) — ders., *Fukuoka acta med.* **26** (1933 b): 1851 — Salus, F., *Med. Klin.* **30** (1934): 1160 — Sawyer, Ch. H., J. W. Everett u. J. D. Green, *J. comp. Neur.* **97** (1953): 801 — Schulhof u. Mathies, *J. amer. med. Assoc.* **89** (1927): 2093 — Seip, M., *Reticulocyte Studies*, Oslo 1953 — Ström, G., *Acta physiol. scand.* **20** (1950) Suppl. 70: 83 — Walker, A. E., *The primate Thalamus*, Chicago 1938 — Wespi, H., *Fol. Haemat.* **68** (1944): 176 — Wyss, O. A. M., *Helvet. physiol. acta* **3** (1945): 437 — ders., u. M. Croisier, *Helvet. physiol. acta* **1** (1943): 89 — Young, M. W., *J. Comp. Neur. (am.)* **65** (1936): 295

*Aus dem Physiologischen Institut Tübingen
(Direktor: Prof. Dr. K. Brecht)*

Der Sauerstoffverbrauch isolierter Kaltblütermuskeln unter verschiedenen Bedingungen, besonders unter Dehnung

Von E. Lutz und K. Brecht

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 13. September 1957

I.

Wird ein isolierter Skelettmuskel eines Kaltblüters, bzw. ein präparierter Muskelschnitt in eine sauerstoffhaltige Ringerlösung gebracht, so nimmt er O_2 aus der Lösung auf. Diese O_2 -Aufnahme ist bei verschiedenen Muskeln des Frosches unter gleichen Bedingungen ungefähr gleich. Wechseln aber die Bedingungen, so ändert sich auch die O_2 -Aufnahme beim gleichen Muskel. Ihre Größe hängt in erster Linie von folgenden Faktoren ab: von der Temperatur; von der Güte der O_2 -Versorgung (bestimmt von der Grenzscheidungs- und dem herrschenden O_2 -Druck); vom Erregungszustand des Präparates (z. B. Einfluß des Präparationsreizes, vor allem bei Muskelschnitten); von jahreszeitlichen Schwankungen; vom Ernährungszustand; vom Dehnungszustand des Präparates im Versuch; vom Milieu (z. B. von der Zusammensetzung der Nährlösung).

II.

Die Tabelle 1 zeigt eine Zusammenstellung von O_2 -Verbrauchswerten in Ruhe aus der Literatur. Da die Versuchsbedingungen nicht immer scharf definiert worden sind, lassen sich die gefundenen Unterschiede nicht mehr in allen Fällen erklären. Man darf annehmen, daß jeweils einer oder mehrere der genannten Faktoren dafür verantwortlich zu machen sind. *Meyerhof*²⁵ hat in seiner klassischen Monographie „Die chemischen Vorgänge im Muskel“ über diese und andere die Muskelatmung beeinflussende Faktoren berichtet. Im folgenden werden einige eigene Beobachtungen mitgeteilt.

Für die Atmungsgröße und -konstanz spielt die Zusammensetzung der Suspensionslösung eine wichtige Rolle. So ist z. B. die Atmung in Ringerlösung mit Phosphatzusatz höher und länger konstant als in Ringer-Bicarbonatlösung (*Meyerhof*²⁵). Während aber nach *Meyerhof* die Atmungsgröße des Muskels durch Zusatz von Traubenzucker zur Ringerlösung nicht verändert, sondern nur länger auf der ursprünglichen Höhe gehalten

Tabelle 1 Ruhesauerstoffverbrauch von Skelettmuskeln des Kaltblüters

Tierart	Muskelart	Jahreszeit	Zeit nach Präparation	Nährlösung	Temperatur	O ₂ -Verbrauch mm ³ O ₂ pro Gramm Frischgewicht und Stunde	Q O ₂ *	Autor u. (Methode)
1 Rana escul. und Rana temp.	Sartorius u. Gastrocnemius	Winter	2—3 Stunden u. mehr	Ringerlösung ohne Traubenzucker	22° 15°	35 (25—55) 12—40	0,18	Meyerhof ²⁵ (Warburg)
2	Sartorius und andere Oberschenkel- muskeln	?	sofort ?		22° 14°	153 59	0,77 0,30	Fenn ¹⁶ (Thunberg)
3	musc. dorsocapit. Sartorius?	März Mai August	2—3 Stunden 2—3 Stunden	0,6 % NaCl mit 0,02 % Ca	18° 18° 18°	33,3 (21,1—45,5) 46,4 (32,9—58,2) ca. 15—25	0,17 0,23 0,1	v. Ledebur ²² (Warburg)
4 Rana temp.	Rectus abdominis	April	3—4 Stunden	Ringerlösung ohne Traubenzucker	20°	56,4 (39,0—67,2)	0,28	Bartels u. Brecht ² (Quecksilbertropfelektrode)
	Rectus abdominis	September	4 Stunden	Ringerlösung ohne Traubenzucker	20°	66,6 (54—59,8)	0,33	
	Sartorius	September	4 Stunden	Ringerlösung ohne Traubenzucker	20°	72 (43,2—119,4)	0,36	
5 Rana escul.	Rectus abdominis	Mai bis Juli	4 Stunden	Ringerlösung ohne Traubenzucker	20°	49,2	0,25	Brecht, Utz ^{6**} Lutz (Quecksilbertropfelektrode)
6 Rana escul. und Rana temp.	Ganztier- versuche	?	—	—	15°	45—50	0,24	Meyerhof ²⁵ (indirekte Berechnung aus Gesamtstoffwechsel)

* Q O₂ = mm³ O₂ pro mg Trockengewicht und Stunde.

** In Versuchsgruppe 5 waren die Muskeln mit leichter Vordehnung, in Gruppe 4 in situ-Länge eingespannt.

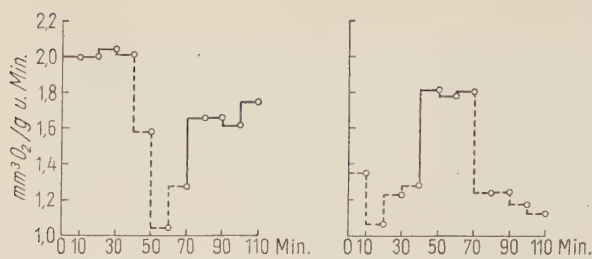


Abb. 1. O₂-Verbrauch des M. Sartorius (*R. temporaria*) in Ringerlösung ohne (...) und mit (—) Traubenzuckerzusatz (0,2%). a und b sind zwei verschiedene Muskeln. In a liegt der Sartorius zuerst in Traubenzucker-Ringerlösung, in b zuerst in Ringerlösung ohne Traubenzucker. Man sieht den höheren O₂-Verbrauch beider Muskeln unter Traubenzuckerzusatz. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: O₂-Verbrauch in mm³ pro g und Min.

Tabelle 2

Sauerstoffverbrauch von Skelettmuskeln in Ringerlösung mit Glucosezusatz

Froschart	Muskellart	Jahreszeit der Versuche	O ₂ -Verbrauch mm ³ O ₂ pro g Frischgewicht und Stunde		
			Streuung (Zahl der Versuche)	Mittelwert u. mittl. Fehler	Q O ₂ mm ³ O ₂ pro mg trocken-gew. u. Std.
Rana temp. gefangen: Oktober 1954 Hundertiere	Rectus abdominis ohne Scheide	Februar, März und April 1955	76,8—196,8 (15 Versuche)	118,8 ± 5,4	0,59
	Rectus abdominis mit Scheide	Februar, März und April 1955	70,2—157,2 (7 Versuche)	103,8 ± 7,8	0,52
	Sartorius mit Scheide	Februar, März und April 1955	60,0—226,8 (22 Versuche)	140,4 ± 6,6	0,7
Rana esculenta gefangen: Juli 1955 Frischtiere	Rectus abdominis mit Scheide	Juli und August 1955	83,4—109,2 (6 Versuche)	94,2 ± 4,8	0,47
	Rectus abdominis ohne Scheide	Juli und August 1955	105,0—124,2 (6 Versuche)	113,4 ± 3,6	0,57
	Sartorius mit Fascie	Juli und August 1955	97,8—107,4 (6 Versuche)	102,0 ± 2,4	0,51
	Sartorius ohne Fascie	Juli und August 1955	108,0—144,0 (6 Versuche)	125,4 ± 8,4	0,63

wird, konnten wir z. T. erhebliche Atmungssteigerung durch Glucosezusatz beobachten. Dies zeigt ein Vergleich der Ruheatmungsgrößen aus Tabelle 2 (Glucosezusatz) mit denen der Spalte 4 und 5 aus Tabelle 1 (ohne Glucose), die von uns mit der gleichen Methode (Quecksilbertropfelektrode) gewonnen wurden. Dies zeigt auch der Atmungsverlauf des einzelnen Muskels, dessen Suspensionslösung abwechselnd Traubenzucker zugegeben und entzogen wird. Der Traubenzucker steigert den O₂-Verbrauch sowohl von schnellen (tetanischen) als auch von langsamen (tonischen) Muskeln, wie aus Abb. 1 ersichtlich ist. Wie rasch diese Stoff-

wechselsteigerung nach Traubenzuckerzusatz eintritt, wurde noch nicht analysiert, da der O_2 -Verbrauch nicht kontinuierlich, sondern — aus methodischen Gründen — nur über einen Zeitraum von 5 bzw. 10 Minuten bestimmt werden konnte. In dieser Zeit ist der Atmungsanstieg bereits maximal.

Summarisch verhält sich der quergestreifte Muskel des Kaltblüters nicht anders als der Skelettmuskel und andere Organe des Warmblüters. Auch hier ändert sich der Stoffwechsel, wenn man der Ringerlösung Traubenzucker zufügt, und zwar sind es — nach Warburg — „drei Wirkungen, die, je nach der Natur des Gewebes, einzeln oder auch vereint auftreten: 1. steigt die Atmung an; 2. das Verhältnis Atmungskohlensäure / Sauerstoff steigt an, es nähert sich der Zahl 1; 3. Traubenzucker wird zu Säure gespalten.“

In der vorliegenden Untersuchung am Skelettmuskel des Kaltblüters wurde von diesen Wirkungen nur die Atmungssteigerung festgestellt. Man wird annehmen können, daß die Atmungssteigerung durch Traubenzucker mit der Oxydation der zugesetzten Substanz verbunden ist (Steigerung der aeroben Glycolyse). Genauer über diese „Luxuskonsumption“ läßt sich allerdings aus den vorliegenden Versuchen nicht sagen, da keine Stoffwechselanalysen durchgeführt wurden. Schmid und Sieß²⁸ fanden am Mäusezwerchfell und Meerschweinchenvorhof, daß der Glucoseverbrauch mit zunehmender Glucosekonzentration in der Suspensionslösung ansteigt. Nach Untersuchungen von Gruber, Lee und Lashchenko¹⁸ am Zwerchfell von jungen weißen Ratten ist der O_2 -Verbrauch des Normalmuskels ohne Glucose beträchtlich niedriger als in Gegenwart von Glucose. Der denervierte Muskel zeigt solchen Unterschied nicht. Demnach vermuten die Verfasser, daß der normale Muskel seinen O_2 -Verbrauch in Abwesenheit von Glucose reduzieren kann, während dies der denervierte Muskel infolge von Änderungen im Fermentsystem nicht mehr vermag.

Auch die Atmung des Gehirns ist stark von der Glucoseversorgung abhängig. In vitro nimmt die Atmung O_2 -gesättigten Gehirngewebes schnell ab, wenn die Zufuhr von Glucose unterbleibt (vgl. Opitz und Schneider²⁷).

III.

Eine optimale O_2 -Versorgung des Muskels in vitro ist nur gewährleistet, wenn die Warburgsche Grenzsichtdicke²⁹ nicht überschritten wird. Dünne, platte Muskeln, wie zum Beispiel der Rektus junger Frösche, erfüllen häufig diese Bedingung. Hier interessiert, ob die Bindegewebscheiden ein entscheidendes Diffusionshindernis bei der O_2 -Aufnahme darstellen. Vergleichsuntersuchungen zeigen, daß der Rektus ohne Scheide einen höheren O_2 -Verbrauch aufweist als der Muskel mit Scheide (Abb. 2). Der gewichtsmäßige Anteil der Bindegewebscheiden am Rektus beträgt nach unseren Untersuchungen im Mittel 6,3 %. Berücksichtigt man dies und nimmt man an, daß das Bindegewebe eine gegenüber dem Muskelgewebe vernachlässigbar geringe Atmung hat, so ergibt sich noch ein O_2 -Mehrverbrauch der M. recti ohne Scheiden (von Sommer- und Winter-

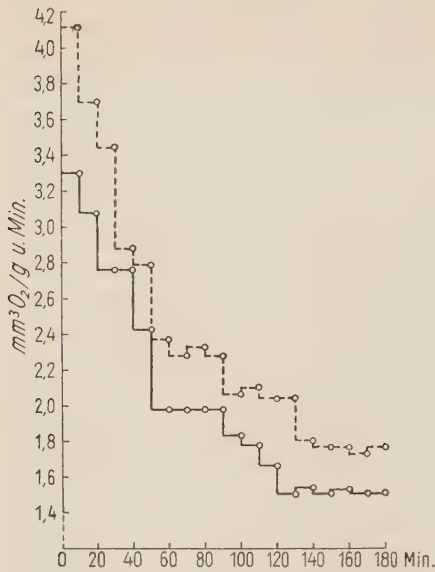


Abb. 2. O₂-Verbrauch des M. Rectus abdominis (*R. temporaria*) mit (—) und ohne (...) Scheiden. Beginn der Messung sofort nach der Präparation. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: mm³ O₂ pro g und Min.

fröschen) von durchschnittlich 9,6 % gegenüber den Muskeln mit Scheiden. Die Atmung des Bindegewebes kann in der Tat vernachlässigt werden, denn der O₂-Verbrauch des Rektusscheidenbindegewebes beträgt nach unseren (polarographischen) Messungen 0,067 mm³ O₂ pro g und Minute. Das sind also nur wenige Prozent der Ruheatmung des Muskels. So ergibt sich zwar ein geringer aber deutlicher Mehrverbrauch des Muskels ohne Bindegewebsscheide. Für diesen Unterschied könnte der zusätzliche Präparationsreiz durch das Abziehen der Scheiden und der damit verbundenen Schädigung von Muskelfasern verantwortlich sein (Bartels und Brecht²). Dies trifft wohl auch für den Anfang zu, wie Abb. 2 zeigt, aber nicht mehr später, wenn der Präparationsschock abgeklungen ist und ein relativ konstanter Ruheverbrauch sich eingestellt hat. Hier scheint die Bindegewebsscheide ein Diffusionshindernis für den O₂ zu sein, wodurch sich die geringere O₂-Aufnahme erklären könnte.

IV.

Wird ein Muskel unter Entwicklung von Spannung gedehnt, so erhöht sich sein O₂-Verbrauch (Abb. 3). Dies gilt für den quergestreiften und glatten Muskel (Feng¹⁵, v. Euler¹³, Bülbring⁷, Brecht und Mitarb.^{5, 6}). Ein herausgeschnittener Muskel schrumpft zunächst. Wird er auf in vivo-Länge * gedehnt, so erhöht sich die Atmung um ca. 10—20 %. Wird weiter gedehnt, so steigt der O₂-Verbrauch weiter an, erreicht etwa bei 30—50 % Dehnung über die in vivo-Länge hinaus sein Maximum, um dann wieder

* Untersucht wurden *M. Rectus abdominis* und *M. Sartorius*. Die „in vivo-Länge“ wurde nach Dekapitation und Durchbohrung des Rückenmarks am Tier gemessen, das mit leichter Beugstellung in den Hüftgelenken auf dem Tische lag. Eine exakt definierbare „Ruhelänge“ gibt es nicht, s. später!

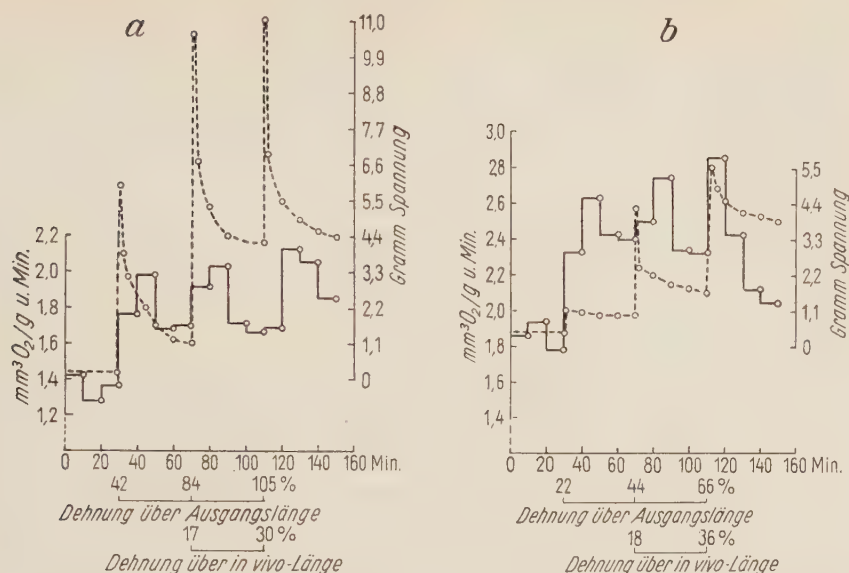


Abb. 3. O_2 -Verbrauch des M. Rectus abdominis (ohne Scheide) a (R. temporaria) und des M. Sartorius (mit Faszie) b (R. esculenta) unter Dehnung in größeren Stufen und zeitlich längeren Abständen. Lk. Ordinate: $\text{mm}^3 \text{O}_2$ -Verbrauch pro g und Min. (—). R. Ordinate: Spannungsentwicklung bei der Dehnung in Gramm (---). Abszisse: Zeit in Minuten. Darunter Dehnungsgrade in Prozent der „Ausgangslänge“, bzw. der in „in vivo-Länge“. Muskel a: Ausgangslänge = 19 mm, in vivo-Länge = 30 mm. Muskel b: Ausgangslänge = 18 mm, in vivo-Länge = 22 mm. Man sieht die erhebliche Relaxation der Spannung in den einzelnen Dehnungsstufen vor allem beim M. Rectus abdominis, die mit einer Abnahme des O_2 -Verbrauches verbunden ist.

mehr oder weniger rasch und tief abzusinken. Es fragt sich, ob die Erhöhung des O_2 -Verbrauches bei der Dehnung des Skelettmuskels nicht einfach auf einer Verbesserung der O_2 -Versorgung durch Vergrößerung der Oberfläche und Verkürzung des Diffusionsweges beruht. Folgende Überlegung zeigt aber, daß dieser Umstand nicht entscheidend ins Gewicht fallen kann. Die Dicke der Muskeln, bzw. Muskelschichten bewegte sich bei in vivo-Länge unter 500μ . Durch Aufbewahren in Ringerlösung verkürzte sich, wie oben beschrieben, der unbelastete Muskel zu einer neuen „Ausgangslänge“. Dabei blieb — auch in extremen Fällen — die Dicke unter 1000μ . Auf Grund der Warburgschen Formel für die zulässige Grenzschichtdicke (d') läßt sich der Muskelquerschnitt berechnen, bei dessen Einhaltung eine bestimmte Atmungsgröße nicht durch unzureichende O_2 -Versorgung beeinträchtigt sein kann.

$$d' = \sqrt{8 \cdot C_o \cdot \frac{D}{A}} \quad (\text{für plane Muskeln})$$

(C_o = O_2 -Druck in Atm.; D = Difusionskoeffizient $\text{cm}^3 \text{O}_2 / \text{cm}^2$ und Min.; A = O_2 -Verbrauch in $\text{cm}^3 \text{O}_2 / \text{cm}^3$ und Min.). Für die Atmungsgröße setzten wir $100 \text{ cm}^3 \text{O}_2$ pro cm^3 Muskel und Stunde, für $p \text{O}_2 = 0,2 \text{ Atm.}$ Dann ist:

$$d' = \sqrt[3]{8 \cdot 0,2 \cdot \frac{1,4 \cdot 10^{-5}}{1,6 \cdot 10^{-3}}}$$

$$d' = 1118 \mu.$$

Die zulässige Gewebsdicke liegt also noch um einiges über den größten in unseren Versuchen aufgetretenen Muskeldicken bei Ausgangslänge. Dies bedeutet, daß bei allen Dehnungszuständen jeweils optimale Bedingungen für die O_2 -Versorgung herrschen und daß die Atmungsgröße auch bei schwachen Dehnungsgraden in keinem Falle durch ungenügende O_2 -Versorgung beeinflusst werden kann. Eine Steigerung des Stoffwechsels bei der Dehnung des Muskels zeigt demnach den Verlauf aktiver Gewebsprozesse an.

Abb. 4 gibt Dehnungsversuche in kleinen Dehnungsstufen und zeitlich kurzen Abständen wieder. Es ist interessant, daß das Umschlagsgebiet der Stoffwechselsteigerung im Bereich des „Inversionspunktes“ des linearen thermischen Ausdehnungskoeffizienten liegt (Wöhlisch^{31, 32, 33}, Hill²⁰). Die Frage, ob hier engere Beziehungen bestehen und welcher Art sie sind, kann vorerst nicht beantwortet werden. Es zeigt sich aber, daß aktive Prozesse im biologischen Bereich als wichtige Folgereaktion der Längenänderung des Muskels ablaufen. Die Änderung des Muskelstoffwechsels ist eine solche Folgeerscheinung. Dies zeigen die vorliegenden Befunde.

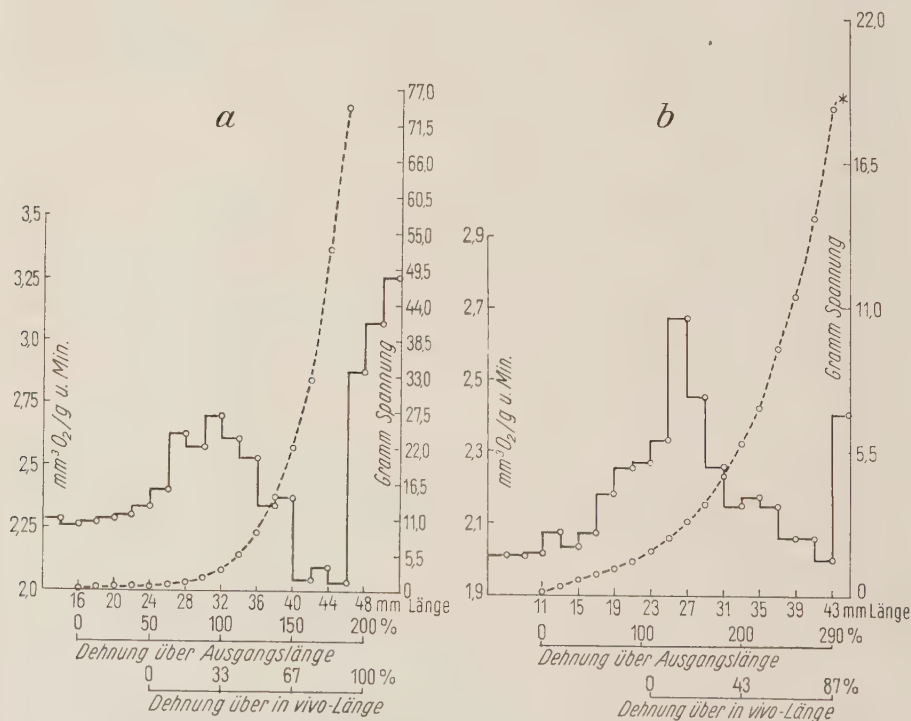


Abb. 4. O_2 -Verbrauch des Muskels a (Sartorius) und b (Rectus abdom.) bei der Dehnung in kleinen Stufen (je 2 mm Verlängerung) und zeitlich kurzen Abständen (5 Minuten für jede Stufe). Lk. Ordinate: O_2 -Verbrauch in mm^3 pro g und Min. (—). R. Ordinate: Spannung in Gramm (---). Abszisse: mm Länge des Muskels, darunter prozentuale Verlängerung von der Ausgangslänge bzw. von der in vivo-Länge. Bei * ist der Muskel gerissen.

Dies zeigen ferner die Untersuchungen von *Feng*¹⁵ (Anstieg der Wärme-
produktion bei Muskeldehnung) und die Ergebnisse von *Eddy* und
*Downs*¹⁰ (Anstieg der CO₂-Produktion). Dafür sprechen schließlich auch
die Untersuchungen von *Ernst*¹², nach denen bei der Dehnung des Muskels
(ohne Reizung) eine Milchsäurebildung erheblichen Umfanges nachweisbar
wird.

Es fragt sich, wozu die Steigerung des Stoffwechsels dient? Da nach
heutiger Kenntnis und Auffassung eine enge Verknüpfung zwischen
Stoffwechsel und dem aktiven Ionentransport durch die Zellmembran
(K⁺-Speicherung, Na⁺-Elimination) besteht (vgl. *Fleckenstein*¹⁷), liegt der
Gedanke nahe, daß die Erhöhung des Stoffwechsels mit der Aufrecht-
erhaltung der Ionenordnung an der Membran gegen den Einfluß der Deh-
nung zu tun haben könnte. Der Gleichgewichtszustand der unerregten
Muskelzelle ist das Resultat der permeablen Eigenschaften der Membran
(Struktur) einerseits und des kationenverteilenden Ruhestoffwechsels
andererseits. Ein mechanischer Reiz kann, wenn er rasch und stark genug
ist, durch Änderung der Struktur die Permeabilität der Membran er-
höhen und zur Depolarisierung und Erregung führen. Im physiologisch
zulässigen Längenbereich sich abspielende Dehnung — auch rasche — ist
für den normalen Skelettmuskel im allgemeinen kein überschwelliger
Reiz; dagegen antworten viele glatte Muskeln mit einer echten elektrischen
und mechanischen Aktivität (*Brecht*⁴, *Bozler*³). Der primitivere
glatte Muskel ist — seinen physiologischen Aufgaben gemäß — mechani-
schen Reizen gegenüber noch empfindlich. Beim Skelettmuskel wird die
Ansprechbarkeit auf Dehnungsreize von spezifischen Rezeptoren nervös-
reflektorisch geregelt. Die Muskelfaser selbst, bzw. ihre Membran, ist
gegen mechanische Reize offenbar besonders stabilisiert. Sie ist es einmal
durch den Sarkolemmschlauch (die glatte Muskelzelle hat keine Hülle),
und sie ist es zum anderen durch den Strukturumsatz, der sich bei Deh-
nung erhöht, um die Erhaltung des Gleichgewichts an der Membran so
weit als möglich zu erzwingen.

Wie diese Stabilisierung energetisch unmittelbar gedeckt wird, kann
aus den Untersuchungen über die Atmung allein nicht entschieden wer-
den. Nach den Befunden von *Feng*¹⁵ über die Wärmeproduktion bei der
Streckung ist weder die anaerobe Glycolyse, noch der oxydative Stoff-
wechsel für die Stoffwechselsteigerung bei der Dehnung des Muskels pri-
mär notwendig. *Feng* vermutet, daß energiereiche Phosphate (Phosphagen)
die entscheidende Rolle spielen. Für eine solche Annahme sprechen auch
die Befunde von *Margaria*²⁴ und *Dubuisson*⁸, daß der Muskel bei Deh-
nung zuerst alkalisch wird. Die erhöhte Atmung würde dann zur Wieder-
auffüllung des Phosphatspeichers dienen, der als Energiespender eng mit
der Ionenordnung und -bewegung gekoppelt ist (vgl. *Fleckenstein*¹⁷).

Man kann die Dehnung als mechanischen permeabilitätserhöhenden
Reiz auffassen, gegen den die Muskelzelle durch Steigerung des Stoff-
wechsels ihr Ruhgleichgewicht zu halten sucht. Wenn das so ist, müßte
sich die Erregbarkeit des Muskels bei der Dehnung ändern. In der Tat
geht aus Untersuchungen von *Asmussen*¹ hervor, daß die Reizschwelle

mit zunehmender Dehnung ansteigt. *Harris*¹⁹ hat den Kationenaustausch zwischen *M. sartorius* und der Badeflüssigkeit mit Hilfe von markiertem Kalium und Natrium direkt bestimmt. Er fand keinen Einfluß der Dehnung auf den Kaliumaustausch, woraus er schließt, daß auch keine Änderung des Ruhepotentials zu erwarten sei. *Ling* und *Gerard*²³ haben mit intracellulärer Ableitung am *M. sartorius* des Frosches auch tatsächlich keine Änderung des Membranpotentials bei der Dehnung beobachten können. Dagegen fand *Harris*¹⁹ eine Abnahme des intracellulären Natriums bei der Streckung. Ob damit ein Anwachsen des Aktionspotentials verbunden ist, läßt sich — soweit wir sehen — noch nicht entscheiden. *Harris*¹⁹ schließt aus seinen Befunden, daß die durch den gesteigerten Stoffwechsel bei der Dehnung freiwerdende Energie nur die Natriumpumpe aktiviere. Dieser Schluß erscheint nicht zwingend. Die Ionen-gleichgewichte an der Membran sind das Ergebnis sehr komplexer, noch nicht überschaubarer Wechselbeziehungen zwischen physikalisch-chemischen, strukturellen und stoffwechsel-energetischen Faktoren mit dem Ziel, den Ruhezustand der Zelle soweit als möglich aufrecht zu erhalten. So kann der abnehmende Einfluß eines Faktors (z. B. Permeabilitätsauflöckerung) durch die gesteigerte Wirkung anderer Komponenten (z. B. Energiestoffwechsel) kompensiert, eventuell sogar überkompensiert werden. In diesem Sinne könnte der erhaltene Kaliumgradient eine Kompensation, der gesteigerte Natriumgradient eine Überkompensation darstellen.

Geht die Dehnung über ein bestimmtes Maß hinaus, so erfolgt allmähliche Auflösung der Struktur. Bei welchen Dehnungsgraden eine Schädigung auftritt, kann kaum allgemeingültig angegeben werden, einmal wegen der Verschiedenheit der Muskeln, zum anderen wegen der Schwierigkeit einer exakten Angabe der Ausgangslänge. *Dudel* und *Trautwein*⁹ stellten am Papillarmuskel der Katze bei einer Dehnung über 30 % der Ruhelänge Potentialabnahme der Ruhe- und Aktionspotentiale und Plateauverlust fest und deuten dies als Ausdruck einer beginnenden Schädigung, d. h. Strukturauflösung. Der Rückgang der Atmungssteigerung in unseren Versuchen muß wohl ebenfalls als Zeichen einer sich entwickelten Schädigung aufgefaßt werden. Der Umkehrbereich liegt etwa bei 30—40 % Dehnung über die in situ-Länge hinaus. Es fragt sich, ob Muskeln im Körper zu solchen Längen gedehnt werden können. *Feneis*¹⁴ und *Jerusalem*²¹ haben den Arbeitsbereich von Skelettmuskeln des Frosches im Körperverband durch Messung der Querstreifung bestimmt. Er reicht im Mittel von 1,87 μ (Höhe der Sarkomere) bei maximaler Kontraktion bis zu 2,68 μ bei maximaler Dehnung. Geht man von 1,87 μ als kleinster Ausgangslänge aus, so kann sich der Muskel in situ maximal nur um ca. 43 % dehnen. *Feneis* nimmt als „natürliche“ Länge diejenige an, die der Muskel einnimmt, wenn er mechanisch sich selbst überlassen wird (frei in Flüssigkeit schwimmt). Die Fachhöhe beträgt hier im Mittel 2,19 μ . Geht man von dieser „natürlichen“ Länge aus, so kann sich der Muskel in corpore bei maximaler Streckung nur um ca. 22 % verlängern. D. h. es sind erhebliche Sicherheiten getroffen, daß der Muskel vor schädigender Überdehnung geschützt ist. In diesem physiologisch zulässigen Be-

reich ist der Stoffwechsel vermutlich ein wichtiger Faktor zur Aufrechterhaltung der Membranordnung, der selbstregulatorisch auch ohne nervöse Einflüsse ins Spiel kommt.

Auch bei Ruhelage des Körpers und Ausschaltung der Willkürmotorik sind zahlreiche Muskeln gedehnt. Denn es gibt keine Lage des Körpers und der Extremitäten, in der nicht bestimmte Muskeln oder Muskelgruppen mehr oder weniger gespannt sind. Spannung bzw. Verlängerung (die im ruhenden Muskel in der gleichen Richtung variieren) bedeutet aber Zunahme des „Ruhestoffwechsels“: In unseren Versuchen steigt der O_2 -Verbrauch bei 30—50 % Dehnung um das 0,5—1 fache. *Feng*¹⁵ stellte Erhöhung der Wärmeproduktion um das 2—4 fache fest. *Eddy* und *Downs*¹⁰ fanden eine Zunahme der CO_2 -Produktion bis zum 4 fachen. Der Dehnungsstoffwechsel dürfte also nach diesen Befunden nicht unerheblich am Ruheumsatz des Körpers beteiligt sein. Ein Vergleich mit dem Anteil der „tonischen Innervation“ am Ruheumsatz ist in Ermangelung quantitativer Unterlagen vorerst nicht möglich. Vielleicht darf aber der Gedanke ausgesprochen werden, daß der Anteil des Dehnungsstoffwechsels am Gesamtruheumsatz den der tonischen Innervation wesentlich übertrifft. Möglicherweise ließe sich unter diesem Aspekt ein gewisses Licht in den interessanten Befund von *Eiff*¹¹ bringen, daß am Menschen bei totaler Lähmung mit weit überdosierten Curaremenigen der Grundumsatz nicht in der erwartenden Weise absinkt. *Feng*¹⁵ hat feststellen können, daß die Stoffwechselsteigerung bei Dehnung des Muskels durch Curare nicht unterdrückt werden kann. Es soll dieser Gedanke hier nur als Hypothese ausgesprochen werden, schon deswegen, weil es nicht angeht, Befunde an Kaltblütern ohne weiteres auf Warmblüter zu übertragen. Aber dessen ungeachtet muß man im Auge behalten, daß der Muskel ein lebendes Gewebe ist, das — auch ohne seine spezifische Maschinenfunktion — einen „Selbsterhaltungsstoffwechsel“ besitzen muß (*Ernst*¹²), der jedesmal verstärkt ins Spiel kommt, wenn die für seine Struktur und Funktion notwendigen Gleichgewichte gestört zu werden drohen.

Methodischer Anhang

Die angewandte Methode ist in früheren Arbeiten beschrieben, worauf hier verwiesen wird (*Bartels* und *Brecht* 1952; *Brecht*, *Behrens* und *Bartels* 1954; *Brecht*, *Utz* und *Lutz* 1955). Der O_2 -Druck und seine Änderungen wurden polarometrisch mit der Quecksilbertropfelektrode bestimmt. Die Spannungsänderungen wurden mit einem Spiegeltorsionsmyographen fortlaufend photokymographisch registriert. Der Muskel befand sich in einer mit Kaltblüter-Ringerlösung mit 0,1 % Glucosezusatz (vgl. *v. Mural*²⁶) gefüllten Spezialkammer. Die Ringerlösung stammte aus einem mit Preßluft dauernd durchperlten Vorratsgefäß. Der O_2 -Druck der Ringerlösung in der Muskelkammer wurde in Abständen von 5 bzw. 10 Min. fortlaufend bestimmt und dabei die Ringerlösung in der Kammer jeweils durch neue ersetzt. Bei bekanntem Volumen der Ringerlösung kann unter Berücksichtigung des Löslichkeitskoeffizienten α für O_2 aus den gefundenen O_2 -Druckwerten der O_2 -Gehalt der Lösung errechnet werden (α wird durch Zusatz von Glucose nur wenig verändert, so daß dadurch die Versuchsergebnisse nicht beeinflußt werden).

Zusammenfassung

Es wird über Faktoren berichtet, die die Ruhe-Atmung von Skelettmuskeln (Kaltblüter) beeinflussen. Vor allem werden experimentelle Befunde über den Einfluß verschiedener Dehnungsgrade des Muskels auf seinen Sauerstoffverbrauch in Ruhe dargestellt. Es zeigt sich, daß der O_2 -Verbrauch mit zunehmender Dehnung zunächst zunimmt bis zu einem Dehnungsgrad von ca. 30–50 % der „Ausgangslänge“, um bei weiterer Dehnung („Inversionsbereich“) wieder abzunehmen. Die möglichen Ursachen und Zusammenhänge mit anderen Vorgängen im Muskel werden diskutiert.

Summary

Factors influencing the resting respiration of skeleton-muscles of cold-blooded animals have been reported. The results of experiments are given showing the influence of the extension of the muscles to various degrees on its oxygen uptake. It has been shown that the oxygen — uptake increases with increasing extension up to the point where about 30 to 50 per cent above the initial length is reached and decreases with further extension (region of inversion). The possible cause of the findings and the relationship to other processes occurring in the muscles have been discussed.

Résumé

On discute des facteurs qui influencent la respiration au repos des muscles du squelette (animaux à sang froid). Avant tout, on présente des résultats d'expérience concernant l'influence de différents degrés d'extension du muscle en ce qui concerne la consommation en oxygène, en état de repos. On constate que la consommation de O_2 augmente avec l'extension jusqu'à un degré d'extension de 30 à 50 % de la longueur de départ pour diminuer à nouveau (domaine d'inversion) lors d'une extension prolongée. On discute les causes et relations possibles avec d'autres phénomènes musculaires.

Schrifttum

- 1 Asmussen, E., Skand. Arch. Physiol. **74** (1936): 129 — 2 Bartels, H. u. K. Brecht, Pflügers Arch. **254** (1952): 498 — 3 Bozler, E., Amer. J. Physiol. **149** (1947): 299 — 4 Brecht, K., Pflügers Arch. **246** (1943): 553 — 5 Brecht, K., R. Behrens u. H. Bartels, Pflügers Arch. **259** (1954): 306 — 6 Brecht, K., G. Utz u. E. Lutz, Pflügers Arch. **260** (1955): 524 — 7 Büllbring, E., J. Physiol. **122** (1953): 111 — 8 Dubuisson, M., Arch. int. Physiol. **50** (1940): 203 — 9 Dudel, J. u. W. Trautwein, Cardiolog. **25** (1954): 344 — 10 Eddy, N. B. u. A. W. Downs, Amer. J. Physiol. **56** (1921): 188 — 11 Eiff, A. W. v., K. Spohn, W. Gnüchtel u. F. Härtle, Pflügers Arch. **253** (1951): 283 — 12 Ernst, E., Klin. Wschr. **15** (1936): 1641 — 13 Euler, U. S. v., J. Physiol. **84** (1935): 1 — 14 Feneis, H., Verh. Anat. Ges. **1951**: 197 — 15 Feng, T. P., J. Physiol. **74** (1932): 441 — 16 Fenn, O. W., Amer. J. Physiol. **83** (1927): 313 — 17 Fleckenstein, A., Der Kalium-Natrium-Austausch als Energieprinzip in Muskel und Nern; Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955 — 18 Gruber, M., Kwang Soo Lee u. Z. Lashchenko; Proc. Soc. Exper. Biol. Med. **80** (1952): 549 — 19 Harris, E. J., J. Physiol. **124** (1954): 242 — 20 Hill, A. V., Proc. Roy. Soc. (Lond.) Ser. B **139** (1952): 464 — 21 Jerusalem, Ch., Untersuchungen über die Querstreifungshöhe der Wirbeltiermuskulatur; Diss. Tübingen 1952 — 22 Ledebur, F. v., Pflügers Arch. **229** (1932): 390 — 23 Ling, G. u. R. W. Gerard, J. Cellul. Comp. Physiol. **34** (1949): 397 — 24 Margaria, R., J. Physiol. **82** (1934): 496 — 25 Meyerhof, O., Die chemischen Vorgänge im Muskel; Berlin 1930 — 26 Muralt, A. v., Praktische Physiologie; Berlin-Heidelberg 1948 — 27 Opitz, E. u. M. Schneider, Erg. Physiol. **46** (1950): 126 — 28 Schmid, W. u. M. Sieß, Pflügers Arch. **263** (1956): 492 — 29 Warburg, O., Biochem. Zschr. **142** (1923): 317 — 30 Warburg, O., E. Negelein u. K. Posener, Klin. Wschr. **3** (1924): 1062 — 31 Wöhlisch, E. u. H. G. Clamann, Zschr. Biol. **91** (1931): 399 — 32 Wöhlisch, E., Erg. Physiol. **34** (1932): 406 — 33 Wöhlisch, E. u. W. Grüning, Pflügers Arch. **246** (1942): 469

Aus dem Pharmakologischen Institut der Universität Tübingen
(Komm. Direktor: Prof. Dr. W. Schmid)

Untersuchungen über einen Wirkstoff in der Froschhaut

Von Martin Bühler und Bernhard Hermelink

Mit 3 Abbildungen

Eingegangen am 13. August 1957

Hautsekrete von Fröschen hat erstmals *Flury*³ pharmakologisch genauer untersucht. Er beobachtete eine erhebliche Toxizität an Warmblütern und glaubte auf Grund der hämolysierenden Eigenschaften das wirksame Agens in die Stoffgruppe der Saponine einreihen zu können. *Grant* und *Jones*⁴ fanden an alkoholischen Extrakten aus Froschhaut eine blutdrucksenkende Wirkung bei der Katze und Kontraktion des Meerschweinchen-uterus. Die chemische Aufarbeitung zeigte, daß es sich bei dem Wirkstoff wahrscheinlich um eine Base der Histidin-Arginin-Fraktion handelt. Außerdem berichtet *Takata*⁹ über toxische Wirkungen von Froschhaut-extrakt beim Kaninchen in Form von Krämpfen und Atemlähmung, ferner Blutdrucksteigerung und Gefäßverengung, sowie Kontraktion auf Darm und Uterus; Hämolyse wurde nicht gesehen.

Bei der Prüfung verschiedener Gewebsextrakte am isolierten Meer-schweinchendarm konnten wir die hohe pharmakologische Wirksamkeit von Froschhautextrakten bestätigen⁵. Sie übertraf bei weitem sonstige Organauszüge, z. B. aus Leber und Muskel vom Frosch, oder aus Haut, Darm, Lunge und Muskulatur von Meerschweinchen, Ratte und Kaninchen.

Zur Bereitung von Froschhautextrakt (FHE) wurde die feingeschnittene Haut von *Rana esculenta* oder *temporaria* mit heißem Alkohol extrahiert, die Flüssigkeit im Vacuum abdestilliert, und der Rückstand (etwa 3 % des Frischhautgewichts) in Form einer wässrigen Suspension pharmakologisch geprüft.

Die angegebenen Verdünnungen beziehen sich auf das Gewicht dieses Trockenextraktes, der seine Wirksamkeit jahrelang behält.

Außer Alkohol kann auch Trichloressigsäure (10 %ig) zur Extraktion verwendet werden.

Im Frühjahr frisch gefangene Frösche zeigten einen erheblich höheren Wirkstoffgehalt als Herbstfänge oder Tiere nach Überwinterung.

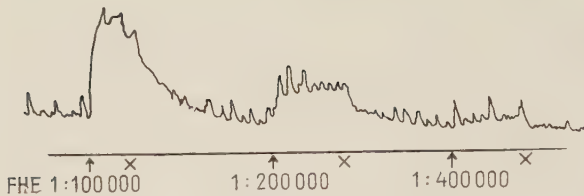


Abb. 1. Wirkung von Froschhautextrakt am isolierten Meerschweinchendarm.

Pharmakologische Wirkungen des Froschhautextraktes

1. Hämolyse

Der Rohextrakt besitzt hämolytische Wirksamkeit; gewaschene Meerschweinchenblutkörperchen werden von FHE bei Konzentrationen ab 1 : 6000 hämolysiert.

Das durch Behandlung mit Permutit gewonnene konzentrierte Präparat (s. unten) zeigte dagegen selbst in 1 %iger Lösung keine hämolytische Wirksamkeit mehr.

2. Isolierte Organe

Der isolierte Meerschweinchendarm wird von FHE zur Kontraktion gebracht; bei steigenden Konzentrationen oberhalb 1 : 100 000 in Form eines mehrere Minuten anhaltenden Spasmus, bei geringerer Dosierung, bis 1 : 400 000, in Form der Peristaltikanregung (Abb. 1).

In gleicher Weise, jedoch etwas weniger empfindlich reagiert der Darm von Kaninchen und Katze. Der Rattendarm verhält sich eigenartigerweise nicht einheitlich; teils antwortet er mit Kontraktion, teils mit Hemmung der Peristaltik und Tonusherabsetzung.

Am isolierten Uterus von Meerschweinchen und Ratte ruft FHE zum Teil schon in der Verdünnung 1 : 500 000 Kontraktion und Spasmus hervor, ebenso beim Katzen- und Kaninchenuterus bei etwas höherer Dosierung.

In der ausgesprochen kontrahierenden Wirkung auf glattemuskulige Organe besteht der Hauptunterschied zu dem von Flury³ untersuchten Froschhautsekret, welches am Katzendarm, sowie am Uterus von Meerschweinchen und Ratte die Kontraktionen hemmte.

Der isolierte Meerschweinchenvorhof wird durch FHE 1 : 50 000 in der Nährlösung im Sinne der positiven Inotropie und Chronotropie beeinflusst.

Weniger wirksam zeigt sich FHE am isolierten Froschherzen. Erst in Konzentrationen zwischen 1 : 10 000 und 1 : 1000 konnte eine positiv inotrope und chronotrope Wirkung beobachtet werden; bei 1 : 500 traten Überleitungs- und Rhythmusstörungen auf, und bei 1 : 100 blieb das Herz in Diastole stehen. Atropinzusatz konnte den Stillstand nicht verhindern. Nach Auswaschung trat das Herz sofort wieder in Aktion.

Am Gefäßpräparat nach Trendelenburg bewirkte Injektion von 0,2 ml einer 0,1 %igen FHE-Lösung, Verringerung des Durchflusses von 8 Tropfen auf 0—1 Tropfen/1 Minute. Nach 5 Minuten nahm die Tropfenzahl wieder zu und überstieg nach 10 Minuten vorübergehend den Ausgangswert. Ebenso verhält sich das Gefäßpräparat der hinteren Extremitäten vom Meerschweinchen, wobei 0,5 mg FHE (0,5 ml 0,1 %iger Lösung) noch eine Gefäß-Konstriktion verursachte.

Die Pupille des isolierten Froschauges erweitert FHE bei 0,5—1 %iger Konzentration; die Wirkung ist reversibel.

3. Wirkung am Ganztier und Toxizität

Der Blutdruck von Katzen und Kaninchen erfährt durch FHE eine vorübergehende Senkung. Sie kann weder durch Atropin noch durch Antistin unterdrückt werden. Die wirksame Grenzkonzentration liegt bei 1 mg Trockenextrakt/kg.

Toxische Wirkungen von FHE bis 0,5 % im Wasser konnten wir bei Kaulquappen nicht beobachten. Auch Frösche vertragen die s. c. Injektion von 10 mg FHE ohne sichtbare Wirkung.

Die i. v. Injektion von 4 mg FHE hatte bei Mäusen kurz dauernden Atemstillstand, Krämpfe, danach für einige Minuten Hyperpnoe und vorübergehend vermehrte Defäkation zur Folge. Dieselbe Dosis oral verabfolgt führte zu vermehrter Unruhe, die etwa eine halbe Stunde anhielt. Die Darmpassagezeit wurde auf 7—8 Stunden verlängert; normalerweise beträgt sie 4 Stunden. Keines der 10 Versuchstiere starb.

Bei der intracardialen Injektion von 8 mg FHE trat beim Meerschweinchen ebenfalls Erregung mit klonischen Krämpfen sowie Bronchospasmus auf; die Tiere erholten sich jedoch rasch wieder.

Tabelle 1

Wirksame Grenzkonzentrationen von FHE

Hämolyse	1 : 6000
Meerschweinchendarm	1 : 100 000—1 : 200 000
Meerschweinchenuterus	1 : 500 000
Meerschweinchenvorhof	1 : 50 000
Froschherz	1 : 10 000
Gefäßpräparat (hintere Extremitäten vom Meerschweinchen)	0,5 mg (0,5 ml 0,1 %iger Lösung)

Chemische und physikalische Eigenschaften des Froschhautextraktwirkstoffs

1. Löslichkeit

Als beste Lösungsmittel für den Wirkstoff erwiesen sich Wasser und Alkohol. Chloroform besitzt noch ein relativ gutes Lösungsvermögen,

während andere organische Solventien wie Äther, Aceton, Essigester und Petroläther das wirksame Prinzip nur in geringem Maße aufnehmen; Benzol und Butanol nehmen eine Mittelstellung ein.

2. Empfindlichkeit

Mehrtägiges Stehenlassen der neutralen oder schwach sauren wässrigen Extraktlösungen hatte nur geringfügige Herabsetzung der pharmakologischen Wirksamkeit zur Folge. Ebenso bewirkt Erhitzen, auch mit verdünnter Salzsäure (n/2 30 Minuten lang) keinen Aktivitätsverlust; Behandlung mit konzentrierter HCl oder mit n/2 NaOH dagegen zerstört den Wirkstoff. UV-Bestrahlung beeinträchtigt die Wirksamkeit nicht. Auch nach milder Behandlung mit Oxydationsmitteln, wie Einwirkung von 3 %igem H_2O_2 bei Zimmertemperatur für die Dauer einer halben Stunde war keine wesentliche Wirkungsminderung zu beobachten; Kaliumpermanganat dagegen bewirkt den Verlust der pharmakologischen Wirksamkeit.

3. Verhalten bei der Dialyse

Beim Dialyseversuch passierte der Wirkstoff die Membran (Dialyserschlauch der Fa. Kalle). Er ist also nicht kolloidalem Zustand.

Reinigung des Wirkstoffs

Anfängliche Versuche, durch Ausschütteln und Füllen mit organischen Lösungsmitteln den Wirkstoff von Begleitsubstanzen zu trennen, führten zu wenig befriedigenden Ergebnissen, da die Wasserlöslichkeit zu gut ist. Wir gingen darauf zu Adsorptionsverfahren über.

Am besten bewährte sich die Adsorption des in Wasser aufgenommenen Rohextraktes an Permutit und die anschließende Ablösung des Wirkstoffs mit 20 %iger Kochsalzlösung; ein Verfahren, welches zur Isolierung von Histamin aus Organextrakten verwendet wird. Dies geschah teils in Form der Säulenchromatographie, teils durch Schütteln von Permutit mit dem wässrigen Rohextrakt, dem nach Abgießen der Flüssigkeit Extraktion mit 20 %iger Kochsalzlösung folgte. Das NaCl-Eluat ist bei der Säulenchromatographie praktisch farblos, bei der Schüttelmethode noch leicht gelblich. Beide Lösungen sind hochwirksam. Nachteilig ist, daß beim Versuch, den Wirkstoff weiter zu reinigen, die Befreiung desselben von den im Verhältnis großen Kochsalzmengen auf erhebliche Schwierigkeiten stößt und kaum ohne größere Verluste zu bewerkstelligen ist. Weitere Versuche zeigten dann, daß mit 0,1 % Ammoniak der Wirkstoff sich vom Permutit ebenso gut lösen läßt wie mit Kochsalz.

Durch das Permutit-Verfahren ließ sich eine etwa 10-fache Konzentrierung des Wirkstoffs gegenüber dem Rohextrakt erreichen; auf Trockensubstanz bezogen besteht eine Kontraktionswirkung auf den Meerschweinchendarm bis etwa 1 : 1 000 000.

Diese Präparate besitzen keine hämolytische Wirksamkeit mehr, wie oben schon erwähnt wurde. Die hämolysierende Wirkung des FHE ist somit keine Eigenschaft des darmwirksamen FHE-Stoffs.

Papierchromatographische Untersuchungen

Das NaCl- bzw. Ammoniak-Eluat wurde im Vacuum zur Trockne gebracht, und mit 90 %igem Alkohol der Wirkstoff herausgelöst. Die eingeeengte Flüssigkeit wurde auf das Papier (Schleicher 2043 b) aufgetragen. Als Lösungsmittel kamen Butanol-Essigsäure-Wasser 40:10:50 und Methanol-Ammoniak-Wasser 90:2:8 zur Verwendung. Die getrockneten Chromatogramme wurden dann in einzelne Abschnitte zerteilt, diese mit Wasser eluiert und biologisch am Meerschweinchendarm geprüft.

Beim ersten System befindet sich der Wirkstoff innerhalb eines Bezirks, welcher sich zwischen den Rf-Werten 0,25 und 0,3 erstreckt. Bei Methanol-Ammoniak ist die wirksame Zone breiter und befindet sich zwischen den Rf-Werten 0,35 und 0,65, liegt dafür aber außerhalb des Bereiches fluoreszierender Begleitstoffe. Insbesondere läßt sich der FHE-Wirkstoff damit von einer Substanz trennen, welche eine positive Pauli'sche Kupplungsreaktion gibt und beim Butanol-Essigsäure-System die gleiche Steighöhe zeigt wie der Wirkstoff.

Abgrenzung des FHE-Wirkstoffs von bekannten Gewebshormonen

Angesichts seiner pharmakologischen Hauptwirkung, dem Kontraktionseffekt auf glatte Muskeln, kommen bei dem hohen Wirkungsgrad vor allem Acetylcholin, Histamin und 5-Hydroxytryptamin in Betracht.

Vom Acetylcholin unterscheidet sich der FHE-Wirkstoff chemisch durch seine relative Säurefestigkeit, pharmakologisch dadurch, daß seine Wirkungen von Atropin nicht unterdrückt werden.

Mehr Ähnlichkeit besteht mit Histamin. Der isolierte Meerschweinchendarm und -uterus wird durch beide Substanzen zur Kontraktion gebracht; gleichartig ist die positiv inotrope und chronotrope Wirkung auf den isolierten Meerschweinchenvorhof, ferner erfährt der Blutdruck von Katze und Kaninchen durch beide Stoffe einen Abfall. Auch die Löslichkeit in Wasser und Alkohol und Unlöslichkeit in Äther steht mit den Eigenschaften von Histamin in Einklang.

Unterschiede bestehen aber in folgenden Punkten: Der Rattenuterus wird durch FHE zur Kontraktion gebracht, während Histamin hier wirkungslos ist. Am ausgeschnittenen Froschhautstück wirkt FHE schwach kontrahierend auf die Melanophoren, wogegen durch Histamin rasche Ausbreitung derselben erfolgt. Außerdem wird die durch FHE verursachte Kontraktion des Meerschweinchendarms durch Antihistaminika bei einer Dosis erst leicht gehemmt, die 10 mal höher ist als die, welche eine entsprechende Histaminwirkung völlig unterdrückt. Auch der von FHE erzeugte Bronchospasmus beim Meerschweinchen wird durch Antihistaminika nicht verhindert.

Auf Grund dieser Verschiedenheiten scheidet auch Histamin als FHE-Wirkstoff aus.

Weitgehende biologische Übereinstimmung bei den pharmakologischen Wirkungen besteht dagegen mit 5-Hydroxytryptamin (5-HT), das sich nach *Erspamer*¹ und ² auch in der Haut von Amphibien findet.

Mit Hilfe der Papierchromatographie und von chemischen Reaktionen prüften wir das Verhalten unseres FHE-Wirkstoffs vergleichend mit 5-HT. Hierbei stehen vor allem zwei Fluoreszenzreaktionen zur Verfügung, welche am besten auf dem Papierchromatogramm ausgeführt werden. 5-HT gibt mit Kaliumdichromat-Formalin eine gelbe, mit Ninhydrin eine blaugrüne Fluoreszenz; besonders letztere Reaktion ist hochempfindlich.

Beide Reaktionen fallen beim FHE negativ aus. Ein weiterer Unterschied gegenüber 5-HT besteht in den Rf-Werten. Der Rf-Wert von 5-HT beträgt 0,38—0,40, der des FHE-Wirkstoffs 0,25—0,30 bei Butanol-Essigsäure als an deutlich verschiedenen Stellen. (Abb. 2).*

Auch im biologischen Verhalten zeigte sich ein Unterschied: Die bekannte Tachyphylaxie des Meerschweinchendarms gegenüber 5-HT besteht nicht gegenüber dem FHE.

Somit ist der FHE-Wirkstoff auch mit 5-Hydroxytryptamin nicht identisch.

Da die beiden mit 5-HT nächst verwandten Derivate Bufotenin und Bufotenidin nach der Literatur auch die Fluoreszenzreaktion mit Kaliumdichromat-Formalin zeigen, dürfte Identität auch mit ihnen nicht bestehen.

Bei spektrographischen Untersuchungen im UV-Bereich ließ sich bisher keine bestimmte Absorption mit dem FHE-Wirkstoff in Zusammenhang bringen.

Ein Hinweis auf die chemische Natur des Wirkstoffs wurde uns dagegen gegeben, als wir den FHE peptidspaltenden Fermenten, Trypsin und einer weiteren hochgereinigten Peptidase aussetzten.

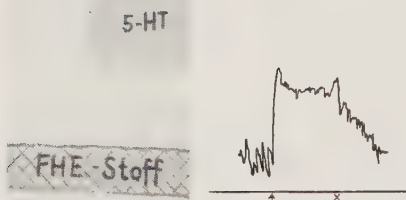


Abb. 2 Papierchromatogramm von FHE-Wirkstoff und 5-Hydroxytryptamin. Lösungsmittelsystem: Butanol-Essigsäure. Auf der rechten Hälfte des Streifens wurden 30 γ 5-HT zusammen mit FHE aufgetragen. An der bezeichneten Stelle zeigt 5-HT die Fluoreszenzreaktion mit Ninhydrin. Rf-Wert: 0,40. FHE gibt diese Reaktion nicht. Der Standort des FHE-Wirkstoffs wurde durch biologischen Test an Meerschweinchendarm ermittelt; Rf-Wert: 0,25.

* Als 5-HT-Präparat wurde uns Serotonin von der Firma Merck freundlicherweise zur Verfügung gestellt; dafür sei bestens gedankt.

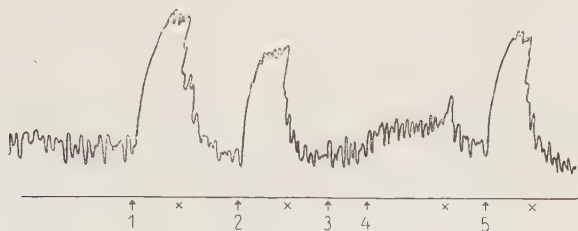


Abb. 3. Wirkung von Froschhautextrakt am isolierten Meerschweinchendarm vor und nach Trypsin-Einwirkung. 1: FHE-Rohextrakt 1:100 000. — 2: FHE-Rohextrakt 1:100 000, in 0,1 %iger Trypsinlösung, vor der Inkubation aufgeköcht. — 3: FHE-Rohextrakt 1:100 000, in 0,1 %iger Trypsinlösung, nicht gekocht, nach 3-stündiger Inkubation im Brutschrank, — 4: dasselbe in 5-facher Dosis. — 5: wie 1.

Nach Einwirkung dieser Fermente zeigte sich ein eindeutiger Wirkungsverlust, der ausblieb, wenn durch kurzes Aufkochen inaktiviertes Enzym zugefügt worden war. (Abb. 3).

Nach diesen Befunden handelt es sich bei dem FHE-Wirkstoff offenbar um ein Peptid, dessen nähere Strukturermittlung das Ziel weiterer Untersuchungen sein wird.

Zusammenfassung

Wässrige, alkoholische oder mit Trichloressigsäure hergestellte Extrakte aus Froschhaut enthalten eine hochwirksame Substanz, welche glatte Muskulatur von Warmblütern zur Kontraktion bringt. Mittels Adsorption an Permutit gelang es, den Wirkstoff zu konzentrieren, jedoch noch nicht rein zu gewinnen. Nach den pharmakologischen Wirkungen und physikalischen und chemischen Eigenschaften läßt sich ein Cholinester, eine histaminähnliche Substanz sowie 5-Hydroxytryptamin ausschließen. Auf Grund der Spaltbarkeit des FHE-Wirkstoffes durch Peptidasen handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um eine peptidartige Verbindung.

Summary

The skin of the frog contains an extractive factor which is effective in inducing the contraction of smooth muscles of organs of warm blooded animals. The factor can be concentrated by means of adsorption to permutite. It is not identical with an ester of choline, with histamine and with 5-hydroxytryptamine. It is in all probability a peptide-like compound.

Résumé

La peau de grenouille contient une substance active extractible qui fait se contracter les cellules musculaires lisses des organes des animaux à sang chaud. Cette substance peut être concentrée par adsorption avec la permutite. Elle n'est pas identique à un choline-ester, à l'histamine et à la 5-hydroxytryptamine. Il s'agit très vraisemblablement d'une combinaison genre peptone.

Schrifttum

1 Erspamer, Nature **169** (1952): 800 — 2 Erspamer u. Boretti, Arch. intern. Pharmacodyn. **88** (1951): 296 — 3 Flury, Arch. exper. Path. Pharmac. **81** (1917): 319 — 4 Grant u. Jones, Heart **14** (1929): 337 — 5 Hermelink, Klin. Wschr. **29** (1951): 584 — 6 Jepson and Stevens, Nature **172** (1953): 772 — 7 Reid and Rand, Nature **169** (1952): 801 — 8 Shepherd and West, Nature **172** (1953): 357 — 9 Takata: zit. Ronas Ber. Physiol. **99** (1937): 520

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg
(Direktor Prof. Dr. H. Autrum)*

Eine Impedanz-Meßbrücke für elektrophysiologische Messungen

Von Dietrich Burkhardt

Mit 3 Abbildungen

Eingegangen am 18. November 1957

Im Rahmen elektrophysiologischer Untersuchungen müssen häufig Impedanzen gemessen werden: Die genaue Kenntnis der Ortskurven bestimmter biologischer Strukturen (Organe, Gewebe, Zellen, Zellmembranen und Zellinhalt etc.) ist von großer Bedeutung für das Verstehen physiologischer und besonders zellphysiologischer Vorgänge¹. Die Form abgeleiteter Aktionspotentiale und die Wirksamkeit elektrischer Reize an bestimmten Stellen eines Präparats hängen von der Impedanzverteilung des untersuchten Gewebes ab². Die Impedanz der Ableitelektroden muß bekannt sein, wenn man registrierte Aktionspotentiale kritisch beurteilen will².

Das Impedanzmeßgerät im elektrophysiologischen Labor muß eine Reihe spezieller Forderungen erfüllen:

1. Die Belastung des Meßobjekts soll möglichst klein sein; Spannungen über 10 mV sind zu vermeiden (Nichtlinearitäten bei Elektroden und Gewebe, Reizwirkung und unphysiologische Einwirkung auf das biologische Meßobjekt).
2. Der Frequenzbereich soll mindestens von 5 Hz bis 50 kHz gehen.
3. Es sollen Beträge von Impedanzen zwischen etwa 10^2 und 10^7 Ohm und Phasenwinkel zwischen 0° und 90° bestimmt werden können, damit das Gerät für alle in Frage kommenden Messungen verwendet werden kann.

Die gestellten Ansprüche lassen sich am besten mit einer Meßbrücke erfüllen; wegen der einfacheren Auswertung der Messungen verwendet man zweckmäßig eine R-C-Serienbrücke. Impedanzmessungen mit einer Brücke werden bei höheren Frequenzen durch Streukapazitäten (gegen Erde) gestört, da diese Kapazitäten frequenzabhängig in die Gleichgewichtsbedingung eingehen. In Abb. 1 ist als Erdpunkt der Brücke eine

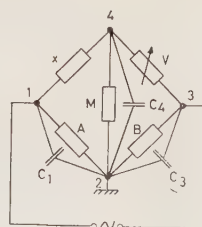


Abb. 1. Schematische Darstellung der Erdkapazitäten einer Meßbrücke. 1, 2, 3, 4: Brücken-Eckpunkte; X: Meßobjekt; V: Vergleichs-Impedanz; A, B: Brückenwiderstände; M: Innenwiderstand des Nullinstruments; C₁, C₃ und C₄: Erdkapazitäten der Eckpunkte 1, 3 und 4.

Klemme des Nullinstruments angenommen, die Erdkapazitäten der Eckpunkte 1 und 3 liegen dann parallel zu den Brückenwiderständen A und B und gehen somit in die Gleichgewichtsbedingung ein, während die Erdkapazität des Eckpunkts 4 parallel zum Nullinstrument liegt und ohne Einfluß bleibt. Die Erdkapazitäten von Eckpunkt 1 und 3 können recht groß sein, da an diesen Eckpunkten der Generator liegt. Der Einfluß der Störkapazitäten kann mit einem Wagner'schen Hilfszweig ausgeschaltet werden³. Nachteilig ist dabei der relativ hohe Aufwand beim Aufbau der Brücke und der bei jeder Einzelmessung nötige zweifache Abgleichvorgang. Eine andere Möglichkeit die Störkapazitäten auszuschalten ist, zwischen Brücke und Generator einen kapazitätsarmen Übertrager einzuschalten^{3, 4}; es fallen dann die Kapazitäten des Generators fort und man kann den Zweig A-B niederohmig wählen. Der Einfluß der restlichen Streukapazitäten wird so gering. Verwendet man als Übertrager zwischen Generator und Brücke einen Transformator, so muß dieser kapazitätsarm und symmetrisch gewickelt sein und der Frequenzbereich der Brücke wird stark beschnitten (etwa 50 Hz bis 20 kHz).

Für eigene Untersuchungen wurde daher eine Meßbrücke mit einem Röhrentransformator entwickelt, die allen in der Einleitung genannten Anforderungen genügt und speziell Störungen der Symmetrie durch Erdkapazitäten ausschaltet. Die Prinzipschaltung ist in Abb. 2 angegeben. Die unsymmetrische Ausgangsspannung eines Wechselspannungsgenerators (Wandel und Goltermann, GMG-3) wird über eine Doppeltriode mit Ladepentode im Kathodenkreis in zwei genau um 180° phasenverschobene Wechselspannungen umgeformt. Diese beiden Spannungen werden an die

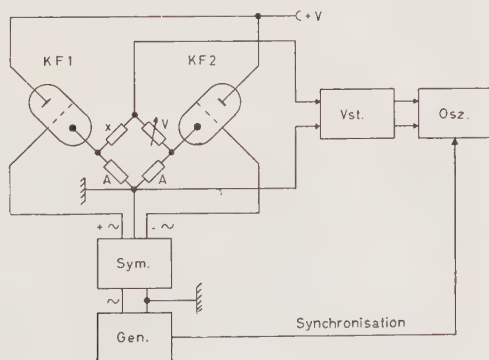


Abb. 2. Prinzipschaltung der Brücke. Gen: Generator; Sym: Phasen-Umkehrstufe; KF1 und KF2: Kathodenfolger der Brücke; X, V und A: Brückenwiderstände; Vst: Verstärker; Osz: Oszillograf; +V: Anodenspannung.

Gitter zweier völlig gleicher Kathodenfolger gelegt. Die unbekannte Impedanz und die Vergleichsimpedanz liegen direkt zwischen den beiden Kathoden. Als zweiter Brückenweig wirken somit die beiden Kathodenkreise der Röhren. Als Nullinstrument wird ein vierstufiger, stark gegengekoppelter RC-Verstärker mit hohem Eingangswiderstand, hoher Verstärkung und geeignetem Frequenzgang benutzt, als Anzeigeeinstrument ein Kathodenstrahl-Oszillograf. Da die Eingangsspannung am Nullinstrument bei 10 mV Brückenspannung sehr klein ist, wird der Oszillograf direkt vom Summer synchronisiert. Es können so bei stehendem Bild noch Wechsellspannungen erkannt werden, die kleiner als das Verstärker-rauschen sind, also etwa $10 \mu\text{V}$ betragen. Das Verhältnis: Mindestspannung am Meßinstrument zu Eingangsspannung der Brücke ist für die Empfindlichkeit der Brücke allein maßgebend; es liegt hier bei 1 : 1000.

Die eigentliche Brückenordnung mit den beiden Kathodenfolgern hat dieselben Eigenschaften wie eine gewöhnliche Brücke mit niederohmigem Zweig A-B. Der Scheinwiderstand R^* am Ausgang eines Kathodenfolgers ist ⁵:

$$R^* = \frac{1}{(1 + D) S + 1/R_k}$$

R_k : Kathodenwiderstand, D : Durchgriff, S : Steilheit, R_i : Innerer Widerstand der Röhre, es gilt ferner $\text{SDR}_i = 1$ und $1/D = \mu$, wobei μ : Verstärkungsfaktor bei Trioden.

Ist wie im vorliegenden Fall R_k größer oder gleich R_i , so wird für Röhren mit großem S :

$$R^* = 1/S = \frac{R_i}{\mu}$$

Die Größe des scheinbaren Ausgangswiderstandes ist also praktisch unabhängig vom Wert des Kathodenwiderstandes und nur eine Funktion der Röhrendaten. Für die hier verwandte Triode 6SN7 ist R^* etwa 300 Ohm. Da die Eckpunkte 1 und 3 der Brücke direkt an den Kathoden liegen, also am Ausgang der Kathodenfolger, gehen in die Gleichgewichtsbedingungen der Brücke tatsächlich die Scheinwiderstände der Kathodenfolger ein. Für die Phasenverschiebung φ an einem Kathodenfolger, dessen Kathodenwiderstand eine Kapazität C parallel geschaltet wird, gilt entsprechend:

$$\tan \varphi = \frac{\omega R_i C}{\mu} = \omega R^* C \quad \omega = 2 \pi f, \text{ Kreisfrequenz}$$

Die Erdkapazitäten der Eckpunkte 1 und 3 liegen also einem scheinbaren Widerstand von 300 Ohm parallel, die Phasenverschiebung ist erheblich reduziert. Außerdem kann ein Teil der an den Eckpunkten 1 und 3 liegenden Erdkapazitäten durch sorgfältigen Aufbau des Kathodenfolgers an sich schon sehr klein gehalten werden, sodaß die gesamte Erdkapazität eines Eckpunktes im wesentlichen durch die unvermeidlichen Streukapazitäten des anliegenden Vergleichs- oder Meßwiderstandes bestimmt wird.

Die Spannung am Nullinstrument einer in A-B niederohmigen und symmetrischen Brücke ⁶ ist:

$$U_m = \frac{U(V-X)}{((X+V)(A+2M)+2XV)M}$$

(U_m : Spannung am Meßinstrument, U : Spannung an der Brücke, V : Vergleichswiderstand, X : Meßwiderstand, A : Widerstand des halben festen Brückenzeiges, M : Innenwiderstand des Meßinstruments.)

Setzt man bei fast abgeglichenen Brücke $V=X(1-\delta)$ und vernachlässigt δ als kleine Größe im Nenner, so wird

$$\frac{U_m}{U} = \frac{\delta}{2} \frac{M}{A+V+2M}.$$

Ist U_m^* die kleinste am Nullinstrument ablesbare Spannung, so ergibt sich ein Fehler bei der Widerstandsbestimmung:

$$\delta = 2 \cdot \frac{U_m^*}{U} \frac{A+V+2M}{M}.$$

Da der Innenwiderstand M des Meßinstruments (Verstärker) groß gegen A ist, ergibt sich für niederohmige Meßobjekte (V und X klein gegen M):

$$\delta = 4 \frac{U_m^*}{U}.$$

Bei höheren Werten von V wird δ größer. Für $V=M$ (hochohmige Meßobjekte) ist:

$$\delta = 6 \frac{U_m^*}{U}.$$

Bei der angegebenen Brücke ist U_m^*/U etwa 1:1000, der Innenwiderstand des Verstärkers M etwa $2 \cdot 10^6$ Ohm, die Meßunsicherheit liegt also bei 0,5 %.

Dies gilt zunächst für rein Ohmsche Meß- und Vergleichswiderstände; die gleiche Überlegung führt jedoch bei reinen Blindwiderständen zu einer Meßunsicherheit von 0,5 % für den Betrag ($1/\omega C$). Gemäß der geltenden Vektoraddition können also Beträge von Impedanzen im ungünstigsten Fall ($\tan \varphi = 1$) auf 0,7 % genau bestimmt werden, die Phasenwinkel auf $0,3^\circ$. Falls höhere Genauigkeiten gewünscht werden, muß die Eingangsspannung der Brücke erhöht werden. Dabei können jedoch die anfangs erwähnten Schwierigkeiten auftreten ^{2,7}.

Das genaue Schaltbild der Brücke zeigt Abb. 3. Beim Bau der Brücke müssen alle Vorkehrungen getroffen werden, um den Störpegel (Rauschen und Klirren) möglichst klein zu halten: ausgesuchte Röhren, reichlich dimensionierte Widerstände und Potentiometer, sorgfältige Leitungsführung und gummigefederte Chassis; als Stromquellen dienen Akkus und Trockenbatterien. So wird vermieden, daß die Meßgenauigkeit der Brücke durch Störspannungen verschlechtert wird. Die Symmetrieeigenschaften hängen entscheidend von den Röhrenpaaren ab; aber auch die übrigen paarigen Schaltelemente müssen auf Gleichheit geprüft werden und die

erfolgt durch kurze, kapazitätsarme und klirrfeste Abschirmkabel, die gut festgelegt sind.

Die hier beschriebene Brücke wurde bei eigenen Untersuchungen² für die Bestimmung der Ortskurven von Gewebe- und Elektrodenimpedanzen benützt. Sie genügte dabei allen eingangs erwähnten Forderungen und zeigte gute Symmetrieeigenschaften im gesamten überstrichenen Frequenzbereich (5 Hz — 50 kHz).

Zusammenfassung

An Impedanzmeßgeräte für elektrophysiologische Zwecke müssen drei Forderungen gestellt werden: Möglichst geringe Belastung des Meßobjekts, weiter Frequenzbereich und die Möglichkeit, sehr unterschiedliche Beträge und Phasenwinkel hinreichend genau messen zu können. Eine Meßbrücke mit Röhrentransformator wird beschrieben, die allen gestellten Anforderungen genügt und zudem gute Symmetrieeigenschaften aufweist: Durch die Verwendung zweier Kathodenfolger kann der Einfluß störender Streukapazitäten stark reduziert werden.

Summary

Instruments measuring the impedance to be used for electrophysiological purposes have to fulfil three requirements: Most possible low strain on the object to be measured, a large range of frequency and the possibility to measure exactly very different amounts and phase-angles. A measuring-bridge combined with a tube-transformer which fulfils all these requirements and exhibits a good symmetry has been described: By means of two following cathodes the influence of the disturbing scattering power can be greatly reduced.

Résumé

Les instruments de mesure d'impédance pour des buts électrophysiologiques doivent satisfaire à 3 conditions: charge la plus légère possible pour l'objet à mesurer, portée de fréquence plus ample et la possibilité de mesurer des grandeurs et des angles de phase très différents avec une précision suffisante. On décrit un pont de mesure avec transformateur à tubes qui satisfait à toutes les exigences et qui de plus a de bonnes qualités de symétrie: en utilisant deux couplages cathodiques on peut réduire fortement l'influence des capacités parasites.

Schrifttum

1 Cole, K. S. and H. J. Curtis, in: Glasser, O., Medical Physics, Vol. II. Chicago 1950 — 2 Burkhardt, D., Zschr. Biol. **109** (1957): 297 — 3 Kohlrausch, F., hgb. v. F. Henning, Praktische Physik, Bd. II, Leipzig u. Berlin 1944 — 4 Schwan, H., Zschr. Naturforsch. **3b** (1948): 361 — 5 Müller-Lübeck, K., Der Kathodenverstärker in der elektronischen Meßtechnik; Berlin — Göttingen — Heidelberg 1956 — 6 Küpfmüller, K., Einführung in die theoretische Elektrotechnik 5. Aufl. Berlin — Göttingen — Heidelberg 1955 — 7 Gerrischer, H., Zschr. Elektrochemie **58** (1954): 9

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg
(Direktor: Prof. Dr. H. Autrum)*

Ein Impuls-Steuergerät zur Erzeugung von Doppelrhythmen für Reizversuche

Von D. Burkhardt und H. Autrum

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 18. November 1957

Zur Herstellung definierter Reize werden häufig elektrische Spannungen benutzt: Mit ihnen können die zu untersuchenden Organe direkt gereizt oder andere Reizquellen (Lautsprecher, Blitzlampen, Vibratoren u. a. m.) gesteuert werden. Vielfach sind dazu komplizierte zeitliche Spannungsfolgen nötig, die sich nur durch Kombination zweier Impulsgeber herstellen lassen. Im folgenden wird ein einfaches Impuls-Steuergerät beschrieben, mit dem auf diese Weise Folgen von Impulsen festgelegter Zahl und bestimmten Abstandes erzeugt werden können, die in regelmäßigen Abständen mit reizfreien Pausen wechseln. Derartige Doppelrhythmen bieten die Möglichkeit, bei periodisch arbeitenden Registriergäten (Oszillografen) stehende Bilder des Meßvorgangs auszuwerten, sofern das Registriergerät mit dem langsamen Grundrhythmus der Reizspannung synchronisiert wird. Außerdem dienen solche Doppelrhythmen mitunter zur Nachahmung komplexer natürlicher Reize. Das Impuls-Steuergerät ist besonders als Zusatzgerät zum Rechteckgenerator GM 2314 der Firma *Philips-Elektro-Spezial* gedacht und ist außerordentlich vielseitig verwendbar.

Abb. 1 zeigt das Blockschaltbild der Anordnung: Die den Grundrhythmus steuernde Rechteckspannung (Steuerspannung) wird einem GM 2314 entnommen und der Steuerstufe zugeführt. Diese Stufe (Verstärkertriode) steuert die Schirmgitter der nachfolgenden beiden Sperr-Röhren so, daß diese während der negativen Phase der Rechteckspannung für Signale am Gitter im Arbeitspunkt liegen und während der positiven Phase gesperrt sind. Wird einer der Sperrstufen ein Gittersignal (Signalspannung) zugeführt, so ist dieses Signal am Ausgang der Stufe nur den Impulsdächern überlagert. Die andere Sperrstufe wird gitterseitig nicht gesteuert, sodaß hier an der Anode nur die durch Schirmgitter-Steuerung erzeugten

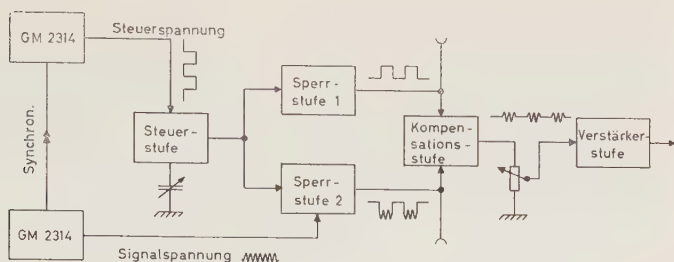


Abb. 1. Blockschaltbild der Gesamt-Anordnung zur Erzeugung der Doppelrhythmen.

Rechteckimpulse liegen. Die beiden Ausgangsspannungen der Sperrstufen werden in der nachfolgenden Kompensationsstufe voneinander abgezogen. Als Ausgangsspannung dieser Differential-Verstärkerstufe resultiert dann die im Rhythmus der Steuerspannung unterdrückte Signalspannung; sie wird in einer weiteren Verstärkerstufe auf die gewünschte Höhe verstärkt.

Der den Grundrhythmus steuernde Rechteckgenerator wird vom Signal-generator her synchronisiert, damit die Einsatz-Phase der periodischen Signale festliegt. Bei den Rechteckimpulsen des GM 2314 kann die Impulsbreite zwischen 0 und 60 % der Periodendauer variiert werden; durch Umschalten der Polarität der Ausgangsspannung ist es möglich, als negative Phase den Impuls oder die Pause zu wählen. Da die negative Phase den Durchlaß des Signals bestimmt, kann bei jeder Grundfrequenz ein beliebiges Verhältnis von Signal- zu Pausenlänge eingestellt werden. Zwischen die Anode der Steuerstufe und Erde wird ein veränderlicher Kondensator eingeschaltet; so können die Rechteckimpulse mit wählbarer Zeitkonstante in exponentiell an- und absteigende Impulse verformt werden. Damit lassen sich Signalfolgen mit ansteigenden und wieder abfallenden Amplituden erzeugen. Als Signal-Generator dient zweckmäßig ein zweiter GM 2314; es stehen dann entweder Rechteckimpulse beliebiger Folgefrequenz und Dauer oder Sinusschwingungen als Signal zur Verfügung. Durch die hiermit möglichen Kombinationen von Steuer- und

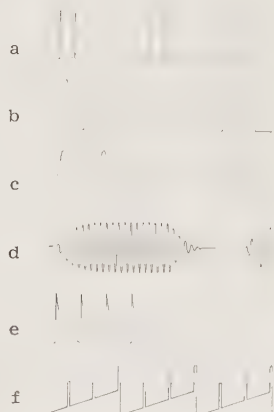


Abb. 2. Einige Typen von Ausgangsspannungen. a und b: Periodisch unterdrückte Rechteckimpulse durch Verwendung zweier Rechteck-Generatoren. c: Periodisch unterdrückte Sinusspannung, ein Rechteckgenerator und ein Summer. d: Wie c, jedoch mit exponentiell ansteigenden und abfallenden Amplituden. e: einmalige Folge von Nadelimpulsen durch Verwendung eines Kurzzeit-Gebers und eines Thyatron-Reizgerätes. f: Überlagerung einer Sägezahn-Spannung mit Rechteckimpulsen durch Anschluß der beiden Spannungen an die direkten Eingänge der Kompensations-Stufe.

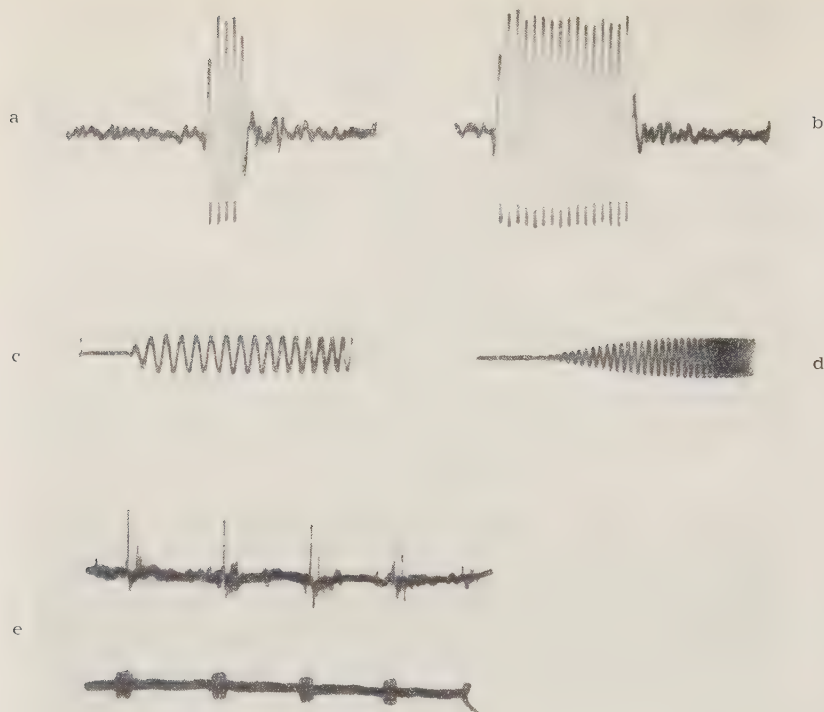


Abb. 3. Registrierbilder von 20 kHz Ultraschall-Impulsen, Versuchsanordnung siehe Text. a) Einzelimpuls aus einer Folge von Ultraschall-Impulsen, hohe Registriergeschwindigkeit. Impuls-Folgefrequenz 16 Hz, Impulsdauer 250 μ sec, Anstiegszeit (von 10 auf 90 % der Maximalamplitude) 20 μ sec. Unruhe der Nulllinie: Verstärkerrauschen. b) Wie a, jedoch 750 μ sec Impulsdauer. c) Impuls-Folgefrequenz 20 Hz, Impulsdauer gleich Intervalldauer, Anstiegszeit 70 μ sec. d) Wie c, jedoch 700 μ sec Anstiegszeit. e) Untere Registrierung: 20 kHz Ultraschall-Impulse bei langsamer Schreibgeschwindigkeit, Folgefrequenz 40 Hz, Impulsdauer 4 msec, Anstiegszeit 20 μ sec. Obere Registrierung: Elektrische Reaktion des Tympanalorgans einer Laubheuschrecke (*Tettigonia viridissima*), Ableitung vom Gehörnerven.

Signalspannungen ergibt sich eine große Vielfalt von Reiztypen. Wird das Impuls-Steuergerät statt mit einem GM 2314 mit einem geeigneten Kurzzeitgeber gesteuert, so stehen einmalige Signalfolgen gewünschter Dauer zur Verfügung. Schließlich können an die beiden direkten Eingänge der Kompensationsstufe zwei beliebige Spannungen angeschlossen und zu einer gemeinsamen Ausgangsspannung überlagert werden. Abb. 2 zeigt einige der möglichen Typen von Ausgangsspannungen.

Im Zoologischen Institut der Universität Würzburg wurden mit dem Gerät bei Untersuchungen des Gehörs der Heuschrecken (*H. Autrum*, unveröffentlicht¹) Ultraschall-Impulse verschiedener Einsatz-Steilheit gesteuert. In Abb. 3 sind einige der Oszillogramme der Impuls-Folgen dargestellt. Die Impulse wurden mit einem Kondensator-Lautsprecher mit festem Dielektrikum² abgestrahlt und mit einem nach dem gleichen Prinzip gebauten Ultraschall-Mikrophon aufgenommen. Die Schaltung, wie sie bei uns verwendet wurde, ist in Abb. 4 angegeben. Sie ist für Signal-

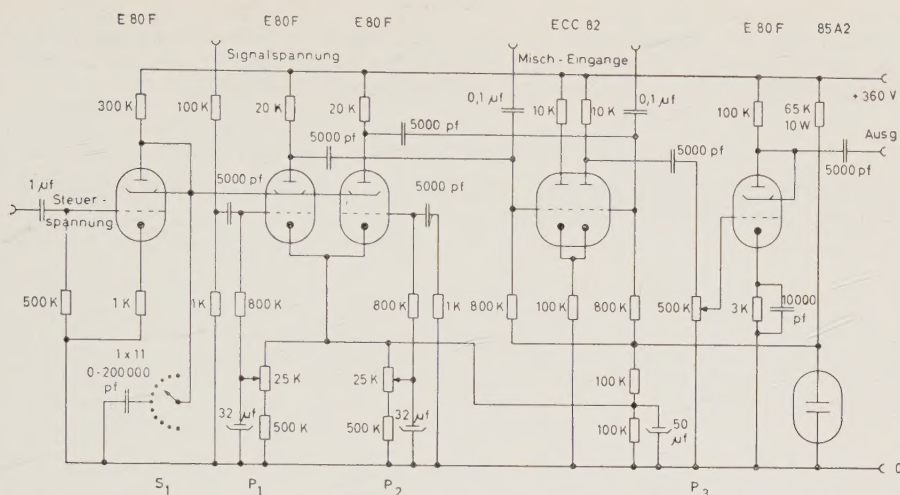


Abb. 4. Schaltbild des Impuls-Steuergeräts. Bremsgitter (nicht eingezeichnet) der E 80 F liegen an Kathode. Schalter S_1 : 0, 200, 500, 1000, 2000 usw. bis 200 000 pf stufenweise wählbar.

frequenzen im Ultraschall-Bereich und für Steuerfrequenzen oberhalb 15 Hz ausgelegt. Soll das Gerät für Signalspannungen mit niedrigeren Frequenzen verwendet werden, so sind die Koppelungskondensatoren entsprechend höher zu bemessen. Als Steuerspannung dienen Rechteckimpulse des GM 2314 von 2 V Amplitude, als Signalspannung die Ausgangsspannung eines Schwebungssummers (regelbar zwischen 0 und 0,1 V). Durch Wahl der Anoden-Erdkapazität der Steuerstufe am Schalter S_1 kann die Anstiegsgeschwindigkeit der Ultraschall-Impulse in weiten Grenzen (zwischen 15 μ sec und 60 msec) verändert werden. Mit dem Potentiometer P_1 wird der Arbeitspunkt der signalgesteuerten Sperrstufe einreguliert, mit P_2 können dann die steuernden Rechteckimpulse exakt kompensiert werden. Das Potentiometer P_3 dient zur Regelung der Ausgangsspannung zwischen 0 und 40 V_{ss}. Beim Aufbau der Schaltung ist zu beachten, daß beide Sperr-Röhren möglichst gleiche Kennlinien haben, ebenso die beiden Systeme der Kompensations-Röhre. Alle paarigen Schaltelemente sollen sorgfältig abgeglichen werden. Zur Stromversorgung diene bei uns ein Netzgerät, dem eine 6,3 V Wechselspannung für die Heizung und eine schwach gesiebte 360 V Anodenspannung entnommen werden konnte.

Zusammenfassung

Es wird ein einfaches Impuls-Steuergerät beschrieben. Mit Hilfe dieses Steuergeräts und zweier geeigneter Wechselspannungs-Generatoren können zahlreiche Formen von Doppelrhythmen für Reizversuche erzeugt werden.

Summary

A simple apparatus to be used for the control of impulses has been described. Various types of double-rhythms for stimulation-experiments can be produced by means of this control apparatus and of two suitable alternating current generators.

Résumé

On décrit un contrôleur d'impulsions très simple. A l'aide de cet appareil et de 2 générateurs à tension alternative appropriés on peut provoquer de nombreuses formes de rythmes doubles pour des essais d'excitation.

Schrifttum

1 Autrum, H., unveröffentlicht; — 2 Kuhl, W., G. R. Schodder, and F. K. Schröder, *Acustica*. Zürich 4 (1954): 519

Beiträge: Zur Veröffentlichung kommen nur Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen; Buchbesprechungen werden *nicht* aufgenommen. Die Originalarbeiten sollen möglichst 3 Druckbogen und die wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 2 Druckseiten nicht überschreiten. Jede Arbeit soll am Schluß eine kurze Zusammenfassung enthalten. — Schriftumangaben sind jeweils an den Schluß der Arbeit zu setzen und zwar einheitlich wie folgt: Nachname des Verfassers, Anfangsbuchstabe des Vornamens, Zeitschrift, **Band**, Jahreszahl, Seite. Bei Schriftumangaben von Büchern folgen auf den Verfassernamen der Titel des Buches, Auflage, Ort, Jahreszahl, Seite. Mit der Übersendung der Niederschrift räumt der Einsender dem Verlag für die Dauer des urheberrechtlichen Schutzes das Recht ein, die photomechanische Vervielfältigung seines Beitrages durch gewerbliche Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch zu genehmigen.

Die Niederschriften sind möglichst einseitig mit Schreibmaschine zu schreiben. Beigefügte Abbildungen, graphische Darstellungen und Tabellen sollen auf der Rückseite den Namen des Verfassers und der Arbeit aufweisen. Als Vorlagen für die Abbildungen sind scharfe photographische Abzüge oder unmittelbar wiedergabefähige Zeichnungen erwünscht, bei denen im Hinblick auf die starke Verkleinerung auf besonders saubere und große Beschriftung zu achten ist. Die Beigabe von **T a b e l l e n** soll wegen der hohen Satzkosten möglichst eingeschränkt werden.

Unkosten-Entschädigung: Die Entschädigung für die Aufwendungen des Verfassers beträgt DM 24.— je Druckbogen. Mehr als 3 Druckbogen je Arbeit werden nicht honoriert.

Sonderdrucke: Die Verfasser erhalten gemeinsam 50 Sonderdrucke unberechnet. An Stelle der Unkosten-Entschädigung ist auch die Lieferung von weiteren 50 Sonderdrucken möglich, sofern ihre Bestellung bei Rücksendung der Korrektur erfolgt. Mehr als insgesamt 100 Sonderdrucke können nicht angefertigt werden.

Alle Rechte, auch die des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, behalten sich Urheber und Verleger vor. Es ist insbesondere nicht gestattet, ohne Genehmigung des Verlages dieses Heft, einzelne Beiträge oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

Wandlungen in der Medizin

Gedanken zu einer Ganzheitsmedizin

Von Prof. Dr. K. KÖTSCHAU,
Bad Harzburg

230 Seiten. 1956. Ganzleinen DM 17.—



URBAN & SCHWARZENBERG
MÜNCHEN UND BERLIN

Grundlagen der allgemeinen Vitalchemie in Einzeldarstellungen

Herausgegeben von

Doz. Dr. H. LINSER, Wien

unter Mitarbeit zahlreicher Fachgelehrter

Insgesamt sind 8 Bände geplant. Jeder Band ist einzeln käuflich. Für Abnehmer der ganzen Reihe gilt ein um 10% vom Ladenpreis ermäßigter Vorzugspreis

Band I, II, III und V sind erschienen!

- I. *Die physikalische Grundlage des lebenden Systems (Atom und Molekül)*
97 Abb., 25 Tabellen, 201 S. Kartoniert DM 32.—
- II. *Die physikalisch-chemischen Grundlagen des lebenden Systems: Ordnungszustände und Reaktionsgeschehen*
63 Abb., 46 Tabellen, 136 S. Kartoniert DM 31.—
- III. *Betriebsstoffe, Baustoffe und hochmolekulare Strukturteile des lebenden Systems*
92 Abb., 24 Tabellen, 244 S. Kartoniert DM 62.—
- V. *Funktioneller Bau und Stoffwechsel des lebenden Systems.*
 - I. Charakteristik und Definition des lebenden Systems.
 - II. Stoffwechsel42 Abb., 9 Tabellen, 160 S. Kartoniert DM 41.—

Fordern Sie bitte ausführlichen Prospekt an



U R B A N & S C H W A R Z E N B E R G G M B H
W I E N · I N N S B R U C K